Труды Зоологического института РАН
Том 322, № 3, 2018, с. 357–384

УДК 599.32

НОВЫЕ НАХОДКИ МУЙСКОЙ ПОЛЕВКИ (RODENTIA: CRICETIDAE: *ALEXANDROMYS MUJANENSIS*) В ЗАБАЙКАЛЬЕ

Ф.Н. Голенищев[1]*, Л.Л. Войта[1], И.В. Моролдоев[2], Н.И. Абрамсон[1], Т.В. Петрова[1] и И.В. Картавцева[3]

[1]*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mails: f_gol@mail.ru, leonid.voyta@zin.ru, natalia.abramson@zin.ru, p.tashka@inbox.ru*

[2]*Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Фрунзе 11, 930091 Новосибирск, Россия; e-mail: igmor@list.ru*

[3]*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук, Пр. 100-летия 159, 690022 Владивосток, Россия; e-mail: kartavtseva@biosoil.ru*

РЕЗЮМЕ

Муйская полевка *Alexandromys mujanensis* Orlov et Kovalskaya, 1975 была описана на основании кариологического анализа и данных экспериментальной гибридизации. С момента первоописания считалось, что муйская полевка обитает только в Муйской котловине. В полевые сезоны 2013–2014 гг. были отловлены серые полевки в Джергинском заповеднике Баргузинской котловины (выборка «Джирга») и в окрестностях оз. Баунт (выборка «Баунт») (Забайкалье, Бурятия). По данным кариологии и анализа гена цитохрома *b* (*cytb*) была определена их видовая принадлежность. На кладограмме, построенной по *cytb,* эти полевки образуют общую кладу с муйской полевкой из типового местообитания (Муйская котловина). Кариотип полевки из Баргузинской котловины соответствует ранее описанному для муйской полевки (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996). Морфологический анализ показал присутствие в баунтовской выборке двух видов – *A. mujanensis* и *A. maximowiczii.* До момента более детального анализа материала из разных частей Баунтовской котловины с применением цитогенетических методов мы признаем обитание здесь трех видов полевок – *A. maximowiczii* и *A. mujanensis* по результатам нашего анализа, и *A. oeconomus* по литературным данным. В связи с найденными некоторыми отличиями по молекулярно-генетическим данным между муйской полевкой из Джергинского заповедника и окр. оз. Баунт, были поставлены опыты по экспериментальной гибридизации. Гибриды F1 между муйскими полевками из Джергинского заповедника и окр. оз. Баунт оказались фертильными. Обсуждается вопрос о таксономическом статусе *A. mujanensis* и времени ее происхождения.

Ключевые слова: *Alexandromys mujanensis*, изменчивость, кариотип, полевки, распространение, строение зубов, цитохром *b*

**Автор-корреспондент/Corresponding author*

NEW TRANSBAIKALIAN FINDS OF THE MUJA VALLEY VOLE (RODENTIA: CRICETIDAE: *ALEXANDROMYS MUJANENSIS*)

F.N. Golenishchev[1]*, L.L. Voyta[1], I.V. Moroldoev[2], N.I. Abramson[1], T.V. Petrova[1] and I.V. Kartavtseva[4]

[1]*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, Saint Petersburg, 199034 Russia; e-mails: f_gol@mail.ru, leonid.voyta@zin.ru, natalia.abramson@zin.ru, p.tashka@inbox.ru*

[2]*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Frynze Str. 11, Novosibirsk, 930091 Russia; e-mail: igmor@list.ru*

[3]*Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, 159, 100-letiya Vladivostoka Pr., Vladivostok, 690022 Russia, kartavtseva@biosoil.ru*

ABSTRACT

The Muja vole, *Alexandromys mujanensis* Orlov et Kovalskaya, 1975, was described in the result of the karyological analysis and experimental hybridization. Since the first description the Muja vole has been considered to inhabit only the Muja Valley. Some Far Eastern voles were collected in 2013 and 2014 from the Dzherginsky Nature Reserve of the Barguzin Valley (Dzhirga sample), and the Baunt Lake vicinity (Baunt sample) (Transbaikalia, Buryatia). The species from these geographic localities were identified by use of karyotypic and *cytb*-gene analyses. On the *cytb*-gene tree these voles are in the same clade with Muja voles from the type locality (the Muja Valley). The karyotype of the vole from Barguzin Valley corresponds to that previously described for the Muja voles (Meyer et al. 1996). According to the result of the shape analysis of m1 occlusal surface the sample from the Baunt Valley includes two species – *A. mujanensis* and *A. maximowiczii*. Unless more detailed analysis of the material from the different parts of the Baunt Valley is carried out, we suppose it to be inhabited by three species – *A. maximowiczii, A. mujanensis,* and according to the data from literature – *A. oeconomus*. So far as some molecular-genetic differences between Muja voles from the Dzhirga and Baunt Lake vicinity were found, the experiments on hybridization between them were set. The F1 hybridization between them were fertile. *A. mujanensis* taxonomic position and terms of its origination are discussed.

Key words: *Alexandromys mujanensis*, variability, karyotype, voles, distribution, odontology, *cytb*-gene

ВВЕДЕНИЕ

Муйская полевка *Alexandromys mujanensis* Orlov et Kovalskaya, 1975 была описана на основании данных кариологического анализа и данных экспериментальной гибридизации с близкой к ней полевкой Максимовича *A. maximowiczii* (Schrenk, 1859). Вместе с *A. evoronensis* Kovalskaya et Sokolov, 1980 эти три вида образуют группу морфологически очень близких видов “maximowiczii” (Голенищев [Golenishchev] 1982; Мейер и др. [Meyer et al.] 1996; Поздняков [Pozdnyakov] 1996; Lissovsky and Obolenskaya 2011; Voyta et al. 2013a). Кроме того, они также близки и по молекулярно-генетическим маркерам (Frisman et al. 2009; Haring et al. 2011; Lissovsky et al. 2018). В связи с этим некоторые авторы (Lissovsky et al. 2018) предлагают все три вида свести в один политипический – *A. maximowiczii*.

Восточноазиатские полевки рода *Alexandromys* Ognev, 1914 широко распространены от Западной Европы до Аляски и Канады. Большинство форм распространены в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Полевка-экономка – *A. oeconomus* Pallas, 1776 имеет наиболее широкий ареал среди видов рода, в то время как другие виды – сахалинская, *A. sachalinensis* Vasin, 1955, эворонская, *A. evoronensis* и муйская, *A. mujanensis* полевки – узкоареальные эндемики. Основными биотопами для видов этого рода являются припойменные луга таежной зоны, хотя ряд видов может заселять открытые и слабо облесённые стации в зоне степей и (или) тундре. В роде *Alexandromys* есть виды, которые достаточно хорошо диагностируются стандартными морфологическими методами (строение зубов и черепа), а есть виды, которые можно достоверно идентифицировать только с использованием кариологии или молекулярно-

генетических маркеров. В результате широкого применения этих методов были выявлены новые места распространения полевок этого рода (Kartavtseva et al. 2008; Тиунов и др. [Tiunov et al.] 2009; Шереметьева и др. [Sheremetyeva et al.] 2009, 2010, 2016, 2017; Лисовский и др. [Lissovsky et al.] 2012; Haring et al. 2011), что, в свою очередь, способствует не только уточнению границ ареала, но и позволяет определить пути расселения и сценарии происхождения географических форм. Так, недавно оказалось, что на Шантарских о-вах обитает вид серых полевок, ранее описанный как *Microtus (=Alexandromys) oeconomus shantaricus* Ognev 1929, идентичный с *A. gromovi* Vorontsov et al., 1988 (Докучаев и Шереметьева [Dokuchaev and Sheremetyeva] 2017) и соответственно *A. gromovi* – младший синоним *A. shantaricus*. Кроме того, с помощью этих методов в долине р. Бурея в Хабаровском крае (Шереметьева и др. [Sheremetieva et al.] 2016) и р. Зея в Амурской области (Шереметьева и др. [Sheremetieva et al.] 2017) была обнаружена форма полевки неясного таксономического статуса, отнесённая по данным контрольного региона мтДНК (CR) к эворонской полевке из группы видов “maximowiczii”. Эта группа видов, куда вошли полевка Максимовича, муйская и эворонская, была ранее выделена по данным морфологии, кариологии и экспериментальной гибридизации (Голенищев [Golenishchev] 1982).

Сложная палеоклиматическая голоценовая история Восточной Сибири и, в частности, Забайкалья, неоднородность рельефа региона, что выражено в наличии большого числа изолированных межгорных котловин, создают условия для длительной изоляции ряда форм, обитающих восточнее Байкала. Предварительные данные по новым точкам находок муйской полевки были опубликованы в кратких сообщениях и тезисах (Моролдоев и Голенищев [Moroldoev and Golenishchev] 2014; Голенищев и др. [Golenishchev et al.] 2015; Vasiljeva et al. 2017), однако до сих пор не было дано развернутого анализа данных, определяющих видовую принадлежность полевок из Баргузинской котловины и окрестностей оз. Баунт, и поэтому вопрос о видовом статусе полевок из новых локалитетов остается открытым.

Цель настоящего исследования: используя методы комплексного таксономического подхода – морфологического, цитогенетического, молекулярно-генетического, экспериментально-гибридологического анализов определить видовую принадлежность полевок из Баргузинской котловины и окрестности оз. Баунт и сопоставить их изменчивость с внутривидовой и межвидовой в пределах рода *Alexandromys*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В полевые сезоны 2013–2014 гг. в республике Бурятия в Баргузинской котловине (на территории Джергинского заповедника, кордон Джирга, правый берег р. Джирга; 54°53'N, 111°13'E) (выборка «Джирга») и в Бунтовской котловине (север Витимского плоскогорья, вблизи пос. Горячий Ключ, правый берег р. Верхняя Ципа, 3 км к ЮЗ от её впадения в оз. Баунт; N55°08', E112°55') (выборка «Баунт») были отловлены полевки рода *Alexandromys*, предварительно определенные как *A. maximowiczii* (Рис. 1). Кроме того, часть коллекции с Витимского плоскогорья была передана в ЗИН РАН в конце 90-х гг. XX в. от сотрудника Читинской противочумной станции Н.М. Вершинина. Выборка была собрана И.И. Горяиновым, сотрудником Кяхтинской противочумной станции (Бурятия), в полевом сезоне 1981 г. из разных точек в окрестностях оз. Баунт (Баунтовский р-н, Бурятия; см. Приложение 1).

Видовое определение, а также анализ внутривидовой и межвидовой изменчивости проводили с применением морфологического, цитогенетического и молекулярно-генетического анализов, а также был использован метод экспериментальной гибридизации.

Молекулярно-генетический анализ

В качестве молекулярного маркера, с целью уточнения диагностики и филогеографии, был выбран цитохром b митохондриальной ДНК (*cytb* мтДНК), так как для подсемейства полевочьих накоплен огромный массив данных именно по этому маркеру, в том числе и в базе лаборатории молекулярной систематики «Таксон» ЗИН РАН. Молекулярный анализ был проведен с использованием 8 экз. выборки «Джирга» и окрестности оз. Баунт (р. Верхняя Ципа) (выборка «Баунт»), а также были использованы сиквенсы, депонированные в Генбанке. Информация об исследованных экземплярах – географическое проис-

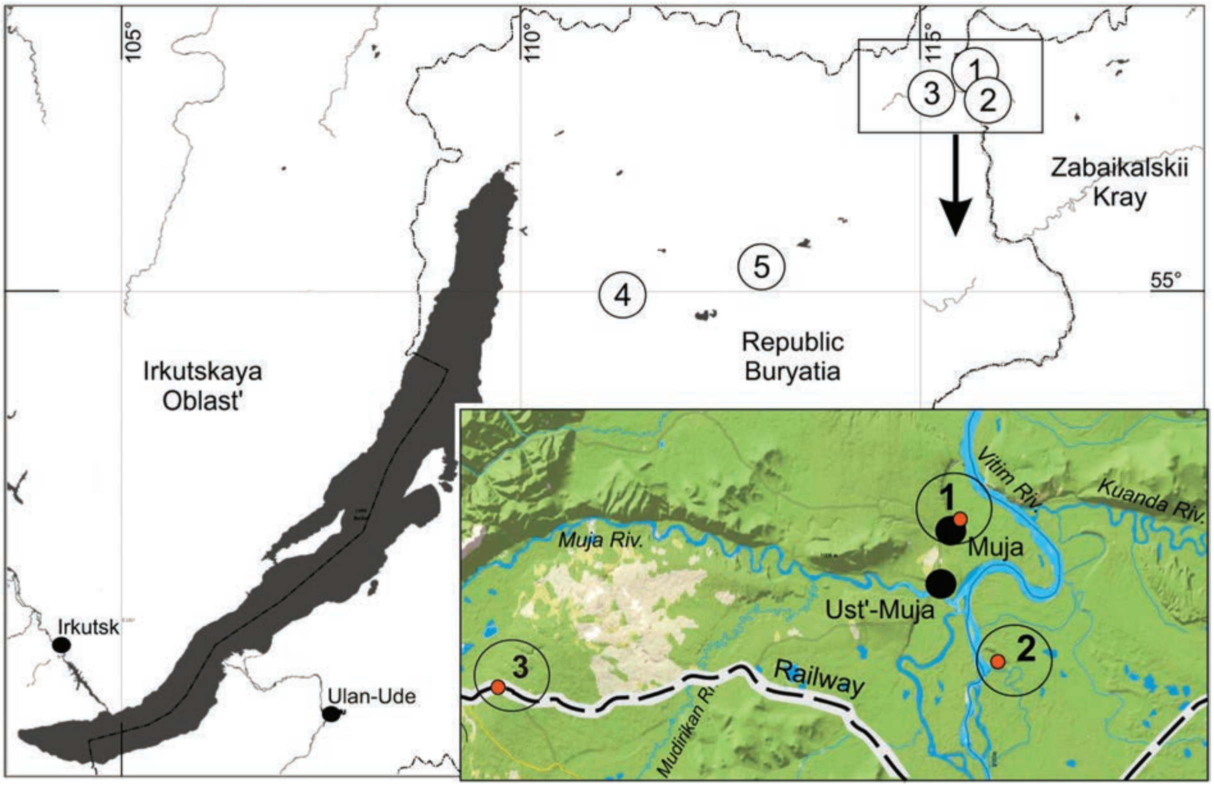


Рис. 1. Точки находок муйской полевки: 1 – Муйская котловина 2 км к северо-востоку от пос. Муя; 2 – с. Догопчан и зимовье Туранда; 3 – 14 км западнее пос. Таксимо; 4 – Баргузинская котловина, Джергинский заповедник; 5 – окр. оз Баунт, долина р. Верхняя Ципа.

Fig. 1. The points of the finds of the *A. mujanensis*: 1 – Muja Valley, 2 km North-East of the Muja village; 2 – Dogopchan vilage and Turanda place; 3 – 14 km West of the Taksimo village; 4 – Barguzin Valley, Dzherginsky Nature Reserve; 5 – Baunt Lake vicinity, the Upper Tsipa River valley.

хождение, коллекционные номера, номера в базе данных коллекции тканей и номера полученных сиквенсов, депонированных в систему Генбанка, приведены в Табл. 1.

Выделение ДНК, амплификация *cytb* и секвенирование

Выделение тотальной ДНК проводили из мышц, фиксированных в 96% этаноле по стандартной методике после перевара гомогената ткани с протеиназой К (Sambrook et al. 1989).

Для амплификации полной длины *cytb* использовали праймеры L14734/H15985 (Ohdachi et al. 2001), для более коротких фрагментов (950 пн) праймеры UCBU и LM, а также профили амплификации (Абрамсон и др. [Abramson et al.] 2009). Секвенирование проводили в обоих направлениях с теми же праймерами, что и при PCR на аппарате ABI PRISM 3130 (Applied Biosystems) с использованием BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit (Applied Biosystems).

Анализ данных изменчивости *cytb*

Полученные последовательности выравнивали с использованием пакета программ BioEdit.7.0 (Hall 1999), алгоритм Clustal W с обязательной проверкой вручную.

Выбор оптимальной модели замен был проведён с помощью информационного критерия Акаике в программе jModeltest, который показал, что для исследуемой выборки оптимальной является HKY+G (модель Hasegawa-Kishino-Yano). Кроме того, учитывали варьирование относительных скоростей для партиций (sitewise rates). Статистическую оценку анализа проводили с помощью бутстреп-теста, 1000 реплик. В качестве внешней

Таблица 1. Материал, использованный в анализе *cytb*.
Table 1. Material used in the analysis of *cytb*.

Species/ Виды	Map number/ Номер на карте	Field number/ Коллекторский номер	Museum number/ Музейный номер	Molecular Data Base Number/ Номер молекулярного отделения	GenBank number/ Номер ГенБанка	Geographic locality/ Географические точки находок	Geographic coordinates/ Географические координаты	Date/ Дата отлова	Sex/ Пол
A. mujanensis	3	26	ZIN 104145	2037	MF099541	Russia, Buryatia, Muja Valley, 14 km West of the Taksimo village, artificial sample.	56.3527 N, 114.8771 E	2009	–
A. mujanensis	4	20	ZIN 101612*	3884	MF099593	Russia, Buryatia, Barguzin Valley, Dzherginsky Natural Reserve.	54.899 N 111.219 E	04.07.2013	f
A. mujanensis	4	25	ZIN 101615*	3886	MF099542	Russia, Buryatia, Barguzin Valley, Dzherginsky Natural Reserve.	54.899 N 111.219 E	04.07.2013	m
A. mujanensis	4	29	ZIN 101619*	3887	MF429782	Russia, Buryatia, Barguzin Valley, Dzherginsky Natural Reserve.	54.899 N 111.219 E	05.07.2013	f
A. mujanensis	4	32	ZIN 101622*	3888	MF429783	Russia, Buryatia, Barguzin Valley, Dzherginsky Natural Reserve.	54.899 N 111.219 E	05.07.2013	m
A. mujanensis	4		ZIN 101602	4218	MF429781	Russia, Buryatia, Barguzin Valley, Dzherginsky Natural Reserve.	54.899 N 111.219 E	04.07.2013	–
A. mujanensis	5	694	ZIN 102268	4410	MF429784	Russia, Buryatia, Baunt Lake vicinity, the Upper Tsipa River valley.	55.154 N, 113.156 E	22.06.2014	m
A. mujanensis	5	695	ZIN 102269	4411	MF429785	Russia, Buryatia, Baunt Lake vicinity, the Upper Tsipa River valley.	55.154 N, 113.156 E	22.06.2014	f
A. mujanensis	5	697	ZIN 102270	4412	MF429786	Russia, Buryatia, Baunt Lake vicinity, the Upper Tsipa River valley.	55.154 N, 113.156 E	23.06.2014	f
A. evoronensis	–	–	FEBRAS 60-08 FSCEATB	2075	MF099523	Russia, Khabarovskyi Kray, Evoron Lake vicinity.	51.372 N 136.525 E	–	–
A. maximowiczii	–	2	ZIN 98981	3505	MF429798	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity.	55.478 N, 113.574 E	09.08.2011	–
A. maximowiczii	–	18	ZIN 98982	3508	MF429799	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity.	55.478 N, 113.574 E	11.08.2011	–
A. maximowiczii	–	34	ZIN 104143	3513	MF099531	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity, Malyi Amalat river left bank	54.311 N, 113.419 E	17.08.2011	m

Таблица 1. *Продолжение.*
Table 1. *Continued.*

Species/ Виды	Map number/ Номер на карте	Field number/ Коллекторский номер	Museum number/ Музейный номер	Molecular Data Base Number/ Номер молекулярного отделения	GenBank number/ Номер ГенБанка	Geographic locality/ Географические точки находок	Geographic coordinates/ Географические координаты	Date/ Дата отлова	Sex/ Пол
A. maximowiczii	–	35	ZIN 104196	3514	MF099570	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity, Malyi Amalat river left bank	54.311 N, 113.419 E	17.08.2011	f
A. maximowiczii	–	36	ZIN 98970	3515	MF429787	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity, Malyi Amalat river left bank	54.311 N, 113.419 E	17.08.2011	f
A. maximowiczii	–	37	ZIN 98971	3516	MF429788	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity, Malyi Amalat river left bank	54.311 N, 113.419 E	17.08.2011	f
A. maximowiczii	–	38	ZIN 104197	3517	MF099571	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity, Malyi Amalat river left bank.	54.311 N, 113.419 E	17.08.2011	f
A. maximowiczii	–	41	ZIN 98972	3519	MF429789	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity, Malyi Amalat river left bank.	54.311 N, 113.419 E	18.08.2011	m
A. maximowiczii	–	42	ZIN 98973	3520	MF429790	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity, Malyi Amalat river left bank.	54.311 N, 113.419 E	18.08.2011	f
A. maximowiczii	–	48	ZIN 98974	3522	MF429791	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity, Malyi Amalat river left bank.	54.311 N, 113.419 E	19.08.2011	f
A. maximowiczii	–	49	ZIN 98975	3523	MF429792	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity, Malyi Amalat river left bank.	54.311 N, 113.419 E	19.08.2011	m
A. maximowiczii	–	50	ZIN 98976	3524	MF429793	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity, Malyi Amalat river left bank.	54.311 N, 113.419 E	19.08.2011	f
A. maximowiczii	–	52	ZIN 98977	3526	MF429794	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity, Malyi Amalat river left bank.	54.311 N, 113.419 E	19.08.2011	f
A. maximowiczii	–	53	ZIN 98978	3527	MF429795	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity, Malyi Amalat river left bank.	54.311 N, 113.419 E	19.08.2011	–

Таблица 1. *Продолжение.*
Table 1. *Continued.*

Species/ Виды	Map number/ Номер на карте	Field number/ Коллекторский номер	Museum number/ Музейный номер	Molecular Data Base Number/ Номер молекулярного отделения	GenBank number/ Номер ГенБанка	Geographic locality/ Географические точки находок	Geographic coordinates/ Географические координаты	Date/ Дата отлова	Sex/ Пол
A. maximowiczii	–	54	ZIN 98979	3528	MF429796	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity, Malyi Amalat river left bank.	54.311 N, 113.419 E	19.08.2011	–
A. maximowiczii	–	57	ZIN 98980	3531	MF429797	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity, Malyi Amalat river left bank.	54.311 N, 113.419 E	19.08.2011	–
A. fortis	–	39	ZIN 101636	3889	MF099553	Russia, Buryatia, Barguzin Valley, Ina river left bank.	53.748 N 110.196 E	9.07.2013	m
A. shantaricus	–	–	ZMMU S-187545	4184	MF099560	Russia, Khabarovskyi Kray, Dzhug-dzhur Ridge, Eldomu-Makit river .	55.78 N 134.196 E	–	–
A. shantaricus	–	–	ZMMU S-187546	4185	MF099528	Russia, Khabarovskyi Kray, Dzhug-dzhur Ridge, Eldomu-Makit river.	55.78 N 134.196 E	–	–
A. mongolicus	–	17	ZIN 104310	3507	MF429800	Russia, Buryatia, Bagdarin village vicinity.	55.478 N, 113.574 E	11.08.2011	m
A. mongolicus	–	–	ZIN 104144	3511	MF099539	Russia, Buryatia, Baunt District, Taloy river.	54.843 N 113.578 E	15.08.2011	m
A. middendorffii	–	57	ZIN 99708	2940	MF429802	Russia, Yakutiya, Verhojanskyi District, Tomtor place	67.146 N 134.584 E	03.07.2010	f
A. middendorffii	–	70	ZIN 99709	2953	MF429803	Russia, Yakutiya, Verhojanskyi District, Tomtor place	67.146 N 134.584 E	06.07.2010	m
A. middendorffii	–	30	ZIN 100581	3472	MF099536	Russia, Yakutiya, Okinskyi District, Batogol place	52.347 N 100.752 E	03.07.2011	f

Примечания: Экземпляры, использованные для морфометрического анализа, помечены звездочками. ZIN – Зоологический институт Российской академии наук; ZMMU – Московский государственный университет; FEBRAS – Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук; UWBM – University of Washington Burke Museum, Seattle, USA.

Notes: The specimens used for morphometric analysis marked by stars. ZIN – Zoological Institute, Russian Academy of Sciences; ZMMU – Lomonosov Moscow State University; FEBRAS – Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences; UWBM – University of Washington Burke Museum, Seattle, USA.

группы были использованы последовательности *A. fortis* Büchner, 1889, *A. middendorffii* Poljakov, 1881, *A. mongolicus* Radde, 1861 и *A. shantaricus* (Табл. 1). Для построения деревьев использовали методы максимального правдоподобия (maximal likelihood, ML) с использованием пакета PhyML 3.0 (Guindon et al. 2010). Оценку дистанций между последовательностями проводили в программе MEGA 6 (Tamura et al. 2013) с использованием 2-параметрической модели Кимура (Kimura 1980). Все позиции с неопределенностями исключали для каждой пары последовательностей.

Морфометрический анализ

Для морфометрии были использованы выборки восточноазиатских полевок из коллекций Зоологического института РАН (ZIN, Санкт-Петербург), Зоологического музея МГУ (ZMMU, Москва), Института экологии растений и животных УрО РАН (IPAE, Екатеринбург), Биолого-почвенного института ДВО РАН – ныне ФНЦ биоразнообразия (IBSS, Владивосток), которые были проанализированы нами ранее (подробнее см. Voyta et al. 2013a). Новый материал – выборки «Джирга» и «Баунт», хранятся в ЗИН РАН (n = 20 и n = 8, соответственно). Всего были проанализированы 365 коренных зубов (первый нижний коренной зуб m1), левой половины нижней челюсти (Приложение 1).

Половой диморфизм и возрастная изменчивость размеров и формы зуба m1 исследованы ранее (Войта и Голенищев [Voyta and Golenishchev] 2007; Voyta et al. 2013a). Было показано отсутствие значимых различий между возрастными группами «полувзрослые» – «взрослые» и между полами.

Изображения жевательной поверхности каждого зуба m1 были получены с помощью рисовального аппарата Zeiss Stemi SR (окуляр 10×25, увеличение ×5). Далее полученные изображения оцифровывали на планшетном сканере Epson Perfection V300 с разрешением 200 dpi. Форма каждого зуба была описана двумерными декартовыми координатами с использованием 19 меток (Рис. 2). Все материалы подготовлены и оцифрованы одним исследователем на одном оборудовании в ЗИН РАН.

Позиции меток выбраны по аналогии со схемой МакГире (McGuire 2010, 2011) с некоторыми дополнениями; в частности, нами добавлены метки 1, 2, 12 (Рис. 2) и не использован ряд промежуточных меток на буккальной стороне зуба. Для исключения влияния ошибки расстановки меток на объектах, процедуру описания формы проводили три раза с перерывом между повторами в 2–3 дня. Анализ выполняли по среднему значению трех повторов. Для расстановки меток использовали экранный дигитайзер (tpsDig v. 1.40, J. Rohlf).

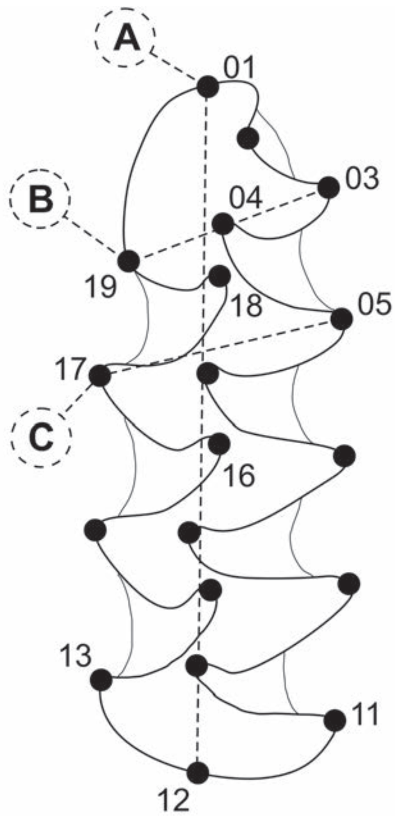


Рис. 2. Схема измерений и положения меток на жевательной поверхности m1: A – длина зуба; B – ширина передней непарной петли; C – ширина основания антероконида; 1–19 метки.

Fig. 2. Scheme of measurements and landmarks position: A – molar length; B – anterior cap width; C – anteroconid base width; 1–19 are landmarks.

В качестве переменных использовали обобщенный размер зуба, т.е. центроидный размер (CS), прокрустовы координаты (PrC), прокрустовы дистанции (PrD) и относительные деформации (RW). Каждую из названных переменных рассчитывали стандартными методами (Bookstein 1991; Павлинов и Микешина [Pavlinov and Mikeshina] 2002; Павлинов [Pavlinov] 2004;

Zelditch et al. 2004) с использованием программы MorphoJ (Klingenberg 2011). Прокрустовы дистанции и их значимость оценивали в MorphoJ (блок «Comparison\CVA»). Другие процедуры подготовки переменных для анализа подробно описаны в предыдущих работах (Voyta et al. 2013a; Войта и др. [Voyta et al.] 2013b). В настоящей работе дополнительно были использованы графические возможности программы MorphoJ и, в частности, сравнение формы консенсусных конфигураций пар видов по «контурам» (warped outline drawing) при дискриминантноом анализе.

Статистическую обработку проводили с использованием пакета PAST (Hammer et al. 2001), который применялся для проведения многофакторного дисперсионного анализа (MANOVA), непараметрического теста Краскела-Уоллиса, теста соответствия модели нормального распределения (тест Шапиро-Уилка), канонического вариационного анализа (CVA). Парный тест Хотеллинга с поправкой Бонферрони получен в ходе многофакторного дисперсионного анализа RW. Дискриминантный анализ с перестановочным тестом (10000 реплик) проводили в программе MorphoJ (Klingenberg 2011), его результаты обсуждаются при рассмотрении парных сравнений контуров m1 полевок на Рис. 8.

Цитогенетический анализ и экспериментальная гибридизация

Хромосомные препараты самца полевки из Джергинского заповедника получены из клеток костного мозга погибшего животного с использованием кратковременной культуры по методу, предложенному ранее (Графодатский и Раджабли [Graphodatsky and Radjably] 1988). Было проведено сравнение кариотипа самца полевки из Джирги (материал хранится в ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН) с опубликованными ранее кариотипами муйской полевки из Муйской котловины (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996: рис. 89–91).

Для экспериментов по гибридизации были взяты 6 животных из Джергинского заповедника (сборы 2013 г. Ф.Н. Голенищева и И.В. Моролдоева) и Баунтовской котловины (сборы 2014 г. И.В. Моролдоева). Животные для разведения были взяты из тех же природных колоний, что и ваучерные экземпляры цитогенетического и молекулярного анализов. Методика проведения экспериментальной гибридизации стандартная (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Молекулярные данные

Длина полученного выравнивания из 39 последовательностей гена *cytb* составила 861 пн, из которых вариабельными были 216, а информативными – 142. Топологии деревьев, построенные с использованием разных алгоритмов, отличались лишь поддержками клад (Рис. 3).

Хорошо поддержанный кластер, объединяет всех полевок группы «maximowiczii». Этот кластер подразделяется на два хорошо поддержанных подкластера. В один из таких кластеров ассоциированы все проанализированные полевки, отловленные в долине р. Джирга (ZIN101602, -12, -15, -19, -22) и в долине р. Верхняя Ципа (Баунт) (ZIN102268, -69, -70) вместе с муйской полевкой из типовой местности (ZIN104145), а в другой – полевки Максимовича, пойманные в долине р. Малый Амалат (ZIN104143, -96, -97, 98970–98980) и в окр. пос. Багдарин (ZIN98981, 98982), сестринская к этим двум кластерам – эворонская полевка (№ FEBRAS 60-08 FSCEATB) из типовой местности. Дистанции между двумя формами муйской и полевкой Максимовича незначительны (1.6–2.9%) (Табл. 2).

Морфометрический анализ формы и размеров первого нижнего моляра (m1)

В связи с тем, что задача морфометрического анализа настоящей работы заключалась в определении положения джиргинской и бунтовской выборок в системе метрических отношений 7 видов дальневосточных полевок, мы использовали следующую последовательность этапов: 1) протестировать однородность выборок «Джирга» и «Баунт» по размерной компоненте (CS); 2) визуально оценить положение каждого экземпляра выборок относительно 7 видов по размеру (CS); 3) определить положение каждого экземпляра обеих выборок в плоскости осей канонических переменных CVA по форме жевательной поверхности m1 (PrC); 4) выявить дифференцирующие

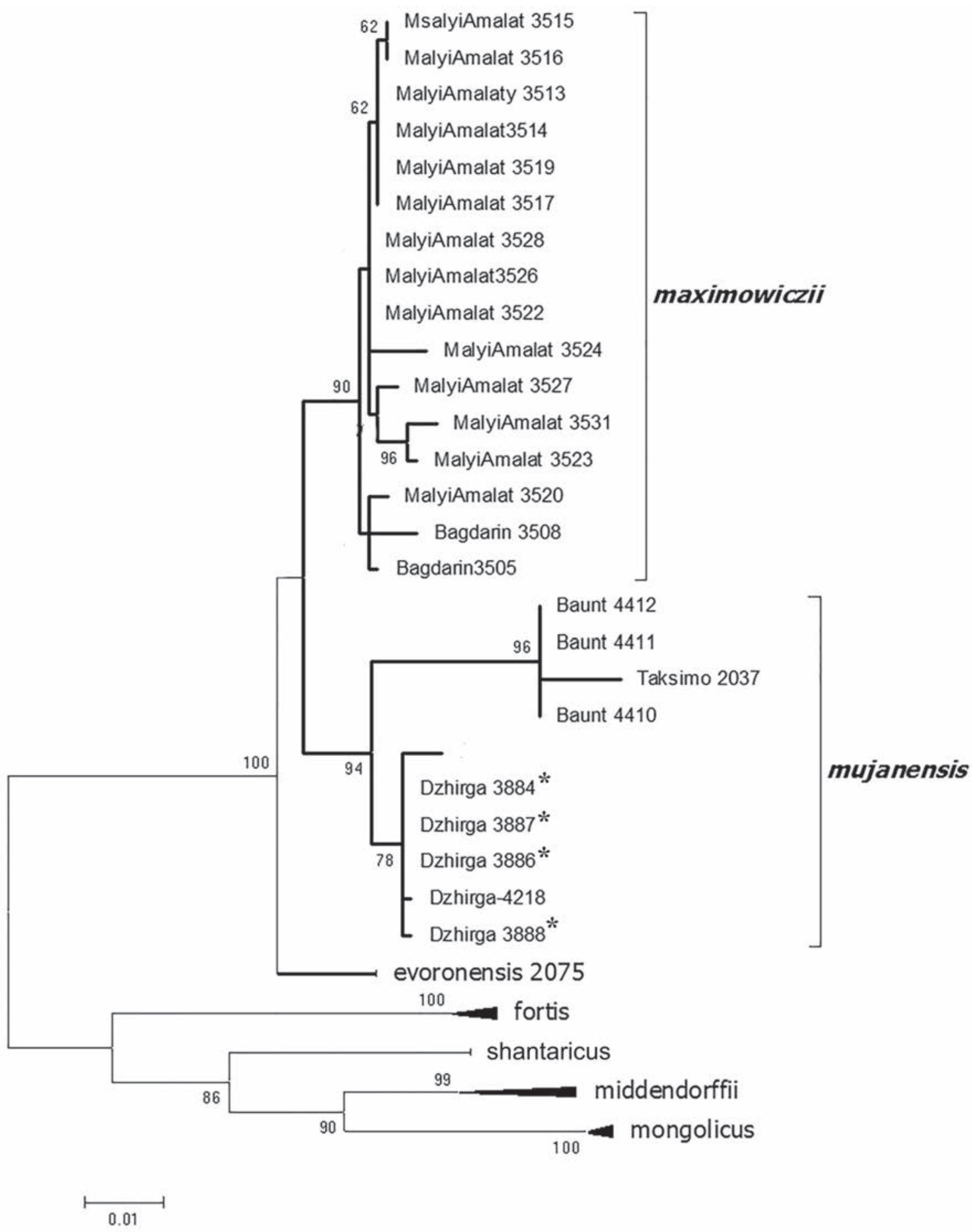


Рис. 3. Положение полевок из Джергинского заповедника и окр. оз. Баунт на кладограмме полевок рода *Alexandromys* (группы "maximowiczii"), бутстреп поддержки (максимальное правдоподобие). Экземпляры, использованные для морфометрического анализа, помечены звездочками.

Fig. 3. Maximum credibility tree for voles from the Dzherginsky Nature Reserve and the surroundings of the Baunt Lake on the cladogram of the voles of the genus *Alexandromys* (the group "maximowiczii"), at the nodes Baesian posterior probability/bootstrap support values. The specimens used for morphometric analysis marked by stars.

Таблица 2. Средние значения межгрупповых дистанций (2-параметрическая модель Кимуры).

Table 2. Mean values of intergroup distances (Kimura 2-parameter model).

1	*A. maximowiczii*	1	2
2	*A. mujanensis* (Dzhirga)	0.024	
3	*A. mujanensis* (Baunt-Taksimo)	0.029	0.016

джиргинскую и баунтовскую выборки особенности формы m1 (RW); 5) сопоставить результаты анализа формы и размеров каждой выборки с изменчивостью морфотипов m1 в пределах анализируемых видов полевок.

Однородность джиргинской выборки. В связи с тем, что в составе выборки согласно ее географическому положению могут присутствовать экземпляры разных видов полевок (например, *A. fortis, A. maximowiczii*), мы протестировали ее на соответствие модели нормального распределения по значениям CS. В случае выявления неоднородности выборки она должна быть разделена в соответствии с составом на субвыборки. Тест Шапиро-Уилка не выявил отклонения от модели нормального распределения (W = 0.940, p = 0.245), хотя, следует отметить, что разброс значений между экземплярами превышает таковой для ряда сравниваемых видов (Рис. 4–dzh).

Однородность баунтовской выборки. Так как на территории Банутовской котловины до сих не уточнено число видов восточноазиатских полевок, то необходимо было также проверить однородность этой выборки. Тест Шапиро-Уилка не выявил отклонений от модели (W = 0.831, p = 0.061), однако обращают на себя внимание два относительно крупных экземпляра – ZIN101297 и 101305 (Рис. 4–bnt).

Размер m1. Для сопоставления размеров зубов джиргинской выборки были использованы обобщенные данные по 7 видам (Рис. 4; Табл. 3, 4). Минимальное значение CS имеет ZIN101629, располагающийся ближе к среднему значению *A. maximowiczii*, и в пределах стандартного отклонения *A. middendorffii* и *A. shantaricus*. Максимальное значение CS показано для ZIN101612, которое заметно превышает пределы варьирования всех видов, кроме *A. fortis* и *A. sachalinensis*. Видимые на рис. 4 «разрывы» между размерными группами из Джирги обусловлены, скорее всего, эффектом «малой выборкой». Здесь с методологической точки зрения важно отметить, что в отсутствие молекулярных данных мы могли бы всерьез рассматривать варианты, при которых по размеру зуба джнргинская выборка включала бы особей двух (*A. maximowiczii* и *A. fortis*) или трех (*A. maximowiczii, A. mujanensis* и *A. fortis*) видов. Присутствующие в каждой из предполагаемых размерных групп ваучерные экземпляры, типированные по *cytb* (ZIN101612, -615, -619, -622), поддерживают гипотезу об однородности джиргинской выборки. Баунтовская выборка (возможно, в силу малочисленности) относительно компактна и в целом мельче по размеру, чем джиргинская (Табл. 3, 4). Пределы варьирования значений CS были от 946 (ZIN 101302) до 1072 (ZIN101297) и могут быть в соответствии с интервалами стандартных отклонений известных видов разделены на две размерные группы, одна из которых лежит в пределах положительных значений *A. maximowiczii*, *A. shantaricus*, *A. middendorffii* и чуть захватывает отрицательные значения *A. sachalinensis*; другая лежит выше значений стандартного отклонения трех упомянутых видов и попадает в пределы остальных, более крупных. Альтернативой будет отнесение всех особей баунтовской выборки в одну группу согласно тесту Шапиро-Уилка, тогда соответственно географическому положению выборки она включает в себя либо особей *A. maximowiczii* и *A. mujanensis*, либо только *A. mujanensis* (Рис. 4–bnt).

Различия по форме. Попытка ответить на вопрос об однородности джиргинской и баунтовской выборок, а также о принадлежности входящих в них особей тому или иному известному виду по размерам зуба не дали конкретных результатов. По обобщенным размерным данным (CS) не удалось однозначно ответить на вопрос о принадлежности особей какой-то одной совокупности или нескольким.

Прокрустовы дистанции показали отношения между видами по форме m1 (Рис. 5) при удовлетворительном значении кофенетической корреляции (R*coph.* = 0.816) матрицы дистанций и дендрограммы. Обращает на себя внимание, что наименьшие дистанции наблюдаются между *A. mujanensis* и *A. evoronensis* (PrD = 0.020, p < 0.0001), баунтовской выборкой и *A. middendorffii* (PrD = 0.023, p = 0.056); внешнее положение по величине прокрустовых дистанций

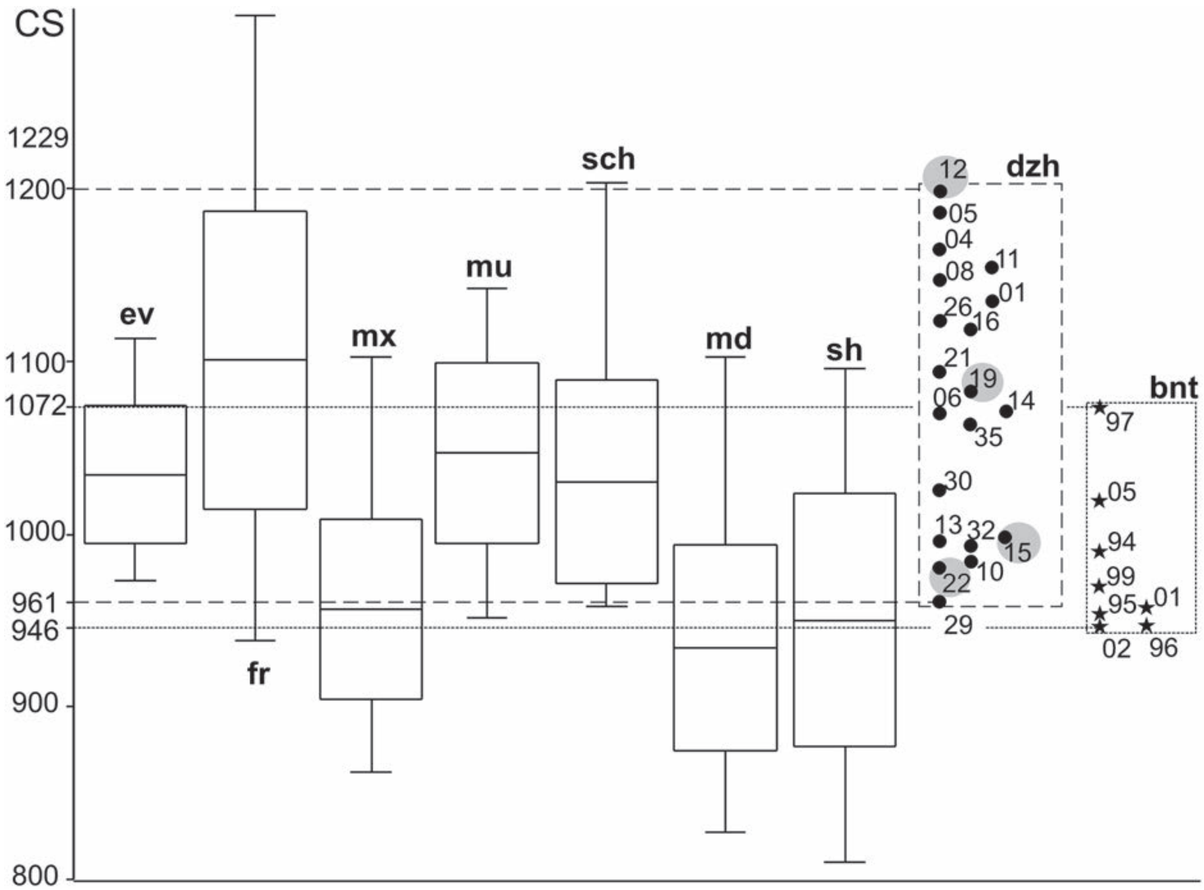


Рис. 4. Центроидный размер 7 видов, джиргинской и баунтовской выборок (поэкземплярно, номера экземпляров джергинской и баунтовской выборок сокращены до двух последних цифр номера ЗИН – см. Табл. 1): ev – *A. evoronensis,* fr – *A. fortis,* mx – *A. maximowiczii*, mu – *A. mujanensis,* sch – *A. sachalinensis,* md – *A. middendorffii,* sh – *A. shantaricus,* dzh – джиргинская выборка, bnt – баунтовская выборка. Серым цветом (здесь и далее) помечены ваучерные экземпляры джиргинской выборки.

Fig. 4. Centroid size of the 7 species, Dzhirga and Baunt samples (each specimen is separate, using two last digits of the ZIN museum numbers for the Dzhirga and Baunt samples, see Table 1): ev – *A. evoronensis,* fr – *A. fortis,* mx – *A. maximowiczii*, mu – *A. mujanensis,* sch – *A. sachalinensis,* md – *A. middendorffii,* sh – *A. shantaricus,* dzh – Dzhirga, bnt – Baunt. Dzhirga's numbers marked grey (here and further) are vouchers for mitochondrial (*cytb*) sequences.

заняли *A. shantaricus* (PrD = 0.037–0.061) и джиргинская выборка (PrD = 0.042–0.062) (Табл. 5).

Канонический вариационный анализ (CVA) по прокрустовым координатам без использования размерной компоненты (CS) позволил определить степень различий рассматриваемых видов по форме. Основные различия пришлись на первую каноническую варианту (CV1, описывает 33.88% изменчивости) и связаны с особенностями формы зуба *A. fortis* (область отрицательных значений CV1) и *A. shantaricus* (область положительных значений CV1); промежуточное значение заняли остальные сравниваемые выборки (Рис. 6A). Вторая каноническая варианта (CV2, 19,4%) в своих крайних значениях описывает различия по форме зуба между двумя группами: *A. maximowiczii, A. evoronensis, A. Mujanensis*, с одной стороны (положительные значения CV2), и *A. sachalinensis, A. middendorffii*, с другой; баунтовская выборка в пространстве двух первых канонических осей занимает центральное положение, но таким образом, что экземпляры разделены примерно на 2 группы: ZIN 101296, -297, -301 и 101294, -295, -299, -302, -305; полигон джиргинской выборки смещен в область *A. sachalinensis* и *A. middendorffii* (Рис. 6A–dzh). Третья ось (CV3, 15.63%) связана

Таблица 3. Центроидный размер и линейные промеры экземпляров выборок “Джирга” и “Баунт” (маркировано серым). *Обозначения*: * – пиксели; ** – мм (A–C); A – длина зуба, измеренная по меткам 1 и 12; B – ширина передней непарной петли, измеренная по меткам 3 и 19; C – ширина основания антероконида, измеренная по меткам 5 и 17.

Table 3. Centroid size and line measurements of the each specimen of “Dzhirga” and “Baunt” (grey rows) samples. *Designations*: * – pixels; ** – mm (A–C); A – tooth length between LM1 and LM12; B – anterior cap width between LM3 and LM19; C – anteroconid base width between LM5 and LM17.

NN	CS*	A**	B	C
ZIN 101601	1163.84	3.34	0.88	1.10
ZIN 101604	1185.24	3.28	1.01	1.18
ZIN 101605	1069.23	3.30	1.03	1.16
ZIN 101606	1146.27	3.07	0.97	1.10
ZIN 101608	984.68	3.19	1.04	1.18
ZIN 101610	1153.59	2.69	0.92	1.08
ZIN 101611	1197.56	3.31	1.03	1.18
ZIN 101612	996.41	3.54	1.00	1.18
ZIN 101613	1070.80	2.75	0.82	1.05
ZIN 101614	998.78	2.99	1.00	1.07
ZIN 101615	1118.16	2.86	0.86	1.07
ZIN 101616	1082.23	3.29	1.00	1.12
ZIN 101619	1093.63	3.02	0.94	1.19
ZIN 101621	980.96	3.21	0.92	1.10
ZIN 101622	1122.97	2.73	0.91	1.05
ZIN 101626	961.89	3.17	0.93	1.12
ZIN 101629	1025.67	2.77	0.90	1.09
ZIN 101630	993.64	2.93	0.93	1.04
ZIN 101632	1063.42	2.82	0.80	1.01
ZIN 101635	990.04	3.05	0.89	1.05
ZIN 101294	953.39	2.81	0.82	1.02
ZIN 101295	946.85	2.72	0.81	1.02
ZIN 101296	1072.55	2.65	0.83	0.95
ZIN 101297	969.31	3.03	0.82	1.12
ZIN 101299	957.03	2.72	0.80	0.97
ZIN 101301	946.23	2.71	0.89	1.08
ZIN 101302	1019.57	2.70	0.85	0.99
ZIN 101305	1163.84	2.91	0.86	1.06

Таблица 4. Центроидный размер и линейные промеры m1 у 7 видов полевок и из выборок Джирга и Баунт. *Обозначения*: * – пиксели; ** – мм.

Table 4. Centroid size and linear measurements of m1 in 7 species and the samples Dzhirga and Baunt. *Designations*: * – pixels; ** – mm.

Вид/species	M	m	SD	Lim
Центроидный размер*/Centroid size				
1. *A. evoronensis* (n = 27)	1033.9	7.7	40.0	972.4–1112.6
2. *A. fortis* (n = 55)	1100.5	11.6	86.3	937.8–1300.1
3. *A. maxmowiczii* (n = 47)	958.9	7.7	53.0	861.6–1102.3
4. *A. mujanensis* (n = 37)	1046.7	8.6	52.2	950.9–1141.5
5. *A. sachalinensis* (n = 20)	1029.9	13.2	59.0	958.0–1202.9
6. *A. middendorffii* (n = 120)	935.0	5.5	60.5	826.2–1101.8
7. *A. shantaricus* (n = 31)	949.6	13.2	73.5	809.4–1095.6
8. Джирга/Dzhirga (n = 20)	1069.05	16.90	75.60	961.8–1197.6
9. Баунт/Baunt (n = 8)	1003.59	27.73	78.43	946.2–1163.8
Длина зуба LM1–12**/Molar length				
1. *A. evoronensis*	3.00	0.02	0.12	2.81–3.21
2. *A. fortis*	3.16	0.03	0.25	2.68–3.65
3. *A. maxmowiczii*	2.76	0.02	0.15	2.46–3.18
4. *A. mujanensis*	3.05	0.03	0.17	2.72–3.41
5. *A. sachalinensis*	2.97	0.04	0.20	2.71–3.54
6. *A. middendorffii*	2.69	0.02	0.18	2.30–3.20
7. *A. shantaricus*	2.70	0.04	0.22	2.29–3.09
8. Джирга/Dzhirga	3.06	0.05	0.24	2.69–3.54
9. Баунт/Baunt	2.78	0.04	0.12	2.65–3.03
Ширина передней непарной петли LM3–19**/Anterior cap width				
1. *A. evoronensis*	0.89	0.01	0.05	0.80–1.02
2. *A. fortis*	0.82	0.01	0.07	0.58–0.96
3. *A. maxmowiczii*	0.88	0.01	0.07	0.73–1.03
4. *A. mujanensis*	0.96	0.01	0.06	0.88–1.13
5. *A. sachalinensis*	0.83	0.01	0.06	0.69–1.03
6. *A. middendorffii*	0.76	0.01	0.07	0.62–0.93
7. *A. shantaricus*	0.95	0.02	0.07	0.81–1.05
8. Джирга/Dzhirga	0.93	0.01	0.06	0.80–1.04
9. Баунт/Baunt	0.83	0.01	0.02	0.80–0.89
Ширина основания антероконида LM5–17**/Anteroconid base width				
1. *A. evoronensis*	1.11	0.01	0.05	1.01–1.25
2. *A. fortis*	1.20	0.01	0.09	1.01–1.39
3. *A. maxmowiczii*	1.01	0.01	0.07	0.87–1.16
4. *A. mujanensis*	1.11	0.01	0.07	0.99–1.30
5. *A. sachalinensis*	1.13	0.01	0.06	1.02–1.31
6. *A. middendorffii*	1.00	0.01	0.06	0.86–1.24
7. *A. shantaricus*	1.01	0.01	0.08	0.90–1.25
8. Джирга/Dzhirga	1.10	0.01	0.05	1.01–1.19
9. Баунт/Baunt	1.02	0.02	0.05	0.95–1.12

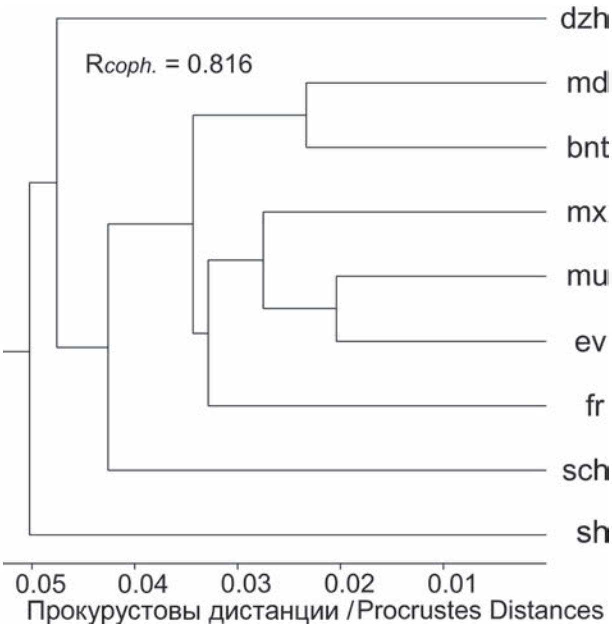


Рис. 5. Дендрограмма прокрустовых дистанций по форме m1 между 7 видами, джиргинской и баунтовской выборками. Сокращения см. на Рис. 2.

Fig. 5. Dendrogram of m1 shape similarity (Procrustes distances) of the 7 species, Dzhirga and Baunt samples. The abbreviations see in Fig. 2.

с особенностями формы зуба *A. sachalinensis*. Четвертая каноническая варианта (CV4, 12.24%) связана с обособлением джиргинской выборки, полигон которой лишь частично налегает на полигон *A. maximowiczii,* не перекрываясь с полигоном *A. mujanensis* (Рис. 6В–dzh); ваучерные экземпляры (ZIN 101612, -615, -619, -622) лежат в центре и к внешнему краю облака рассеяния джиргинской выборки (Рис. 6В'); баунтовская выборка не изменила конфигурации полигона, сохранив разделение особей на 2 группы, как было описано выше, однако экземпляр ZIN 101299 попал в полигон джиргинской выборки (Рис. 6В–99). Последующие канонические варианты (CV5–8) в целом описывают около 18.50% изменчивости и связаны в основном с особенностями формы *A. maximowiczii, A. evoronensis, A. mujanensis* и баунтовской выборки, которая частично обособляется вдоль 8 оси (0.99% изменчивости).

Дальнейший анализ связан с попытками определения особенностей формы m1 джиргинской и баунтовской выборок. Для решения этой задачи мы провели анализ главных компонент (PCA) по прокрустовым координатам с использованием меньшего набора выборок. В соответствии с геогра-

Таблица 5. Прокрустовы дистанции между центроидами выборок (верхняя часть от «нулевой» диагонали) и достоверность прокрустовых дистанций, оцениваемая с использованием перестановочного теста в 10 тыс. повторов (нижняя часть от «нулевой» диагонали; серым показаны недостоверные дистанции). *A. evoronensis* (ev), *A. fortis* (fr), *A. maxmowiczii* (mx), *A. mujanensis* (mu), *A. sachalinensis* (sch), *A. middendorffii* (md), *A. shantaricus* (sh), Джирга (dzh), Баунт (bnt).

Table 5. Procrustes distances between the samples' centroid (upper diagonal), and p-values from permutation test (10 000 permutation rounds) for Procrustes distance (lower diagonal; filled cells insignificant). *A. evoronensis* (ev), *A. fortis* (fr), *A. maxmowiczii* (mx), *A. mujanensis* (mu), *A. sachalinensis* (sch), *A. middendorffii* (md), *A. shantaricus* (sh), Dzhirga (dzh), Baunt (bnt).

Выборки / Samples	ev	fr	mx	mu	sch	md	gr	dzh	bnt
ev	0	0.0343	0.0270	0.0204	0.0428	0.0303	0.0517	0.0483	0.0352
fr	<.0001	0	0.0311	0.0332	0.049	0.0382	0.0613	0.0524	0.0390
mx	<.0001	<.0001	0	0.028	0.0458	0.0295	0.0446	0.0444	0.0280
mu	0.0013	<.0001	<.0001	0	0.0477	0.0373	0.0566	0.0475	0.0372
sch	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0	0.0312	0.0539	0.0624	0.0390
md	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0	0.0378	0.0424	0.0233
sh	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0	0.0571	0.0389
dzh	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0	0.0355
bnt	0.0012	<.0001	0.0464	<.0001	0.0001	0.0563	<.0001	0.0009	0

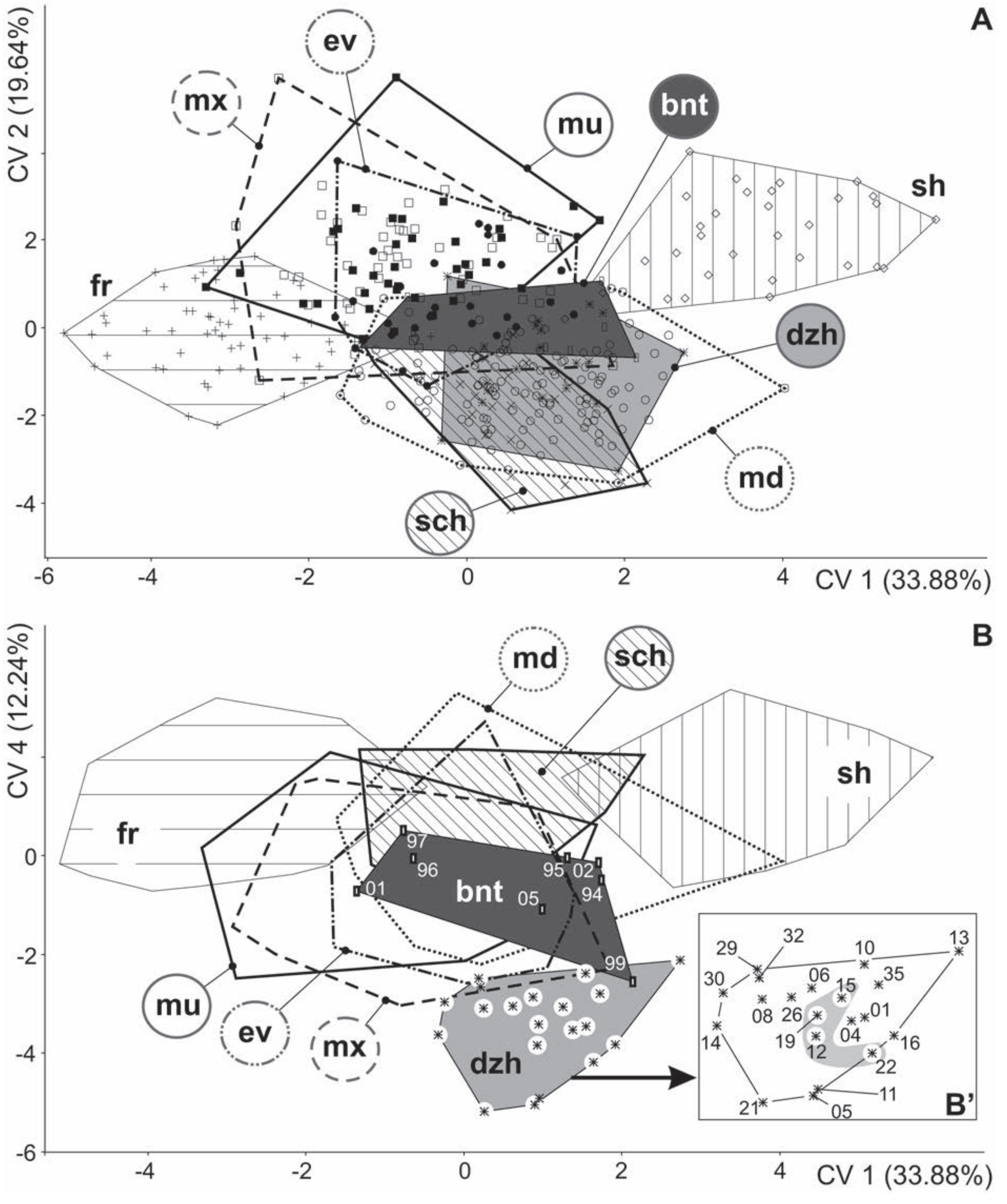


Рис. 6. Результаты канонического вариационного анализа: A – 1 и 2 канонические варианты; B – 1 и 4 канонические варианты; B' – относительное положение экземпляров джиргинской выборки. Сокращения см. на Рис. 2.

Fig. 6. Result of canonical variation analysis. A — 1st vs. 2nd. canonical variants; B — 1st. vs. 4th. canonical variants; B' — relative position Dzhirga specimens. The abbreviations see in Fig. 2.

фическим положением джиргинской и баунтовской выборок в анализ включены *A. maximowiczii*, *A. mujanensis*, а также *A. middendorffii*, хотя этот вид пока не был отмечен в пределах Северного Забайкалья; *A. fortis* исключен по причине хорошей дифференциации в предыдущем CVA. Далее главные компоненты (т.е., в терминах геометрической морфометрии, главные компоненты на основе прокрустовых координат, это – «Relative Warps», RW) были использованы для CVA. Результаты анализа показали полную обособленность джиргинской выборки от сравниваемых видов как при включении *A. middendorffii* (CV1, 41.72%; CV2, 30.73%; Рис. 7A–dzh), так и при использовании только выборок *A. maximowiczii*, *A. mujanensis* (CV1, 46.54%; CV2, 46.09%; Рис. 7B–dzh). Парный тест Хотеллинга в первом случае (в анализе с *A. middendorffii*) обнаружил достоверные отличия только между *A. middendorffii* и джиргинской выборкой (Табл. 6, см. верхнюю часть от диагонали); во втором случае все корректные сравнения показали достоверные отличия джиргинской выборки (Табл. 6, см. нижнюю часть от диагонали). Баунтовская выборка, как и предполагалось выше, скорее всего, сборная, однако в обоих вариантах нового анализа CVA (Рис. 7A, B–bnt) только один экземпляр (ZIN101299) сохранил свое положение в пределах полигона джиргинской выборки; остальные по-разному размещались в плоскости первых двух осей в зависимости от набора видов.

Отличия по форме жевательной поверхности m1 джиргинской выборки от *A. maximowiczii*, *A. mujanensis, A. middendorffii,* полученные в ходе дискриминантного анализа, показаны на Рис. 8. Они касаются 1) формы переднего контура головки антероконида (метка 1) и отличают по этому признаку джиргинских полевок от *A. maximowiczii* и *A. mujanensis*; 2) положения буккального входящего угла, маркированного меткой 18; 3) более глубокого лингвального входящего угла головки антероконида, маркированного меткой 4; 4) чуть большего линейного расстояния между метками 4 и 18.

Слишком разнородная форма непарной петли зубов джиргинской выборки не позволила использовать морфометрический анализ. Визуальное сравнение с другими видами показало наличие морфотипов, встречающихся среди *A. fortis* (ZIN 101605), среди *A. maximowiczii* или *A. middendorffii* (ZIN 101608, -615, 629), среди *A. mujanensis* или *A. evoronensis* (ZIN 101613, -622), но также наличие своеобразных морфотипов (ZIN 101616, -619, -621, -635) (Рис. 9). Баунтовские полевки имеют морфотипы, которые могут быть отнесены к разным совокупностям. Морфотип ZIN 101299, который по результатам CVA (см. Рис. 7) относится к выборке «Джирга», имеет сходство с джиргинскими морфотипами ZIN 101619 и -604 (Рис. 9–19 и 299). Морфотипы ZIN101294, -297, -301 схожи с возможными вариантами формы

Таблица 6. Достоверность парных сравнений теста Хотеллинга с поправкой Бонферрони для пяти выборок: *A. maximowiczii* (mx), *A. mujanensis* (mu)*, A. middendorffii* (md), джиргинской (dzh) и баунтовской (bnt) выборок (верхняя часть от «нулевой» диагонали; серым показаны недостоверные или некорректные сравнения); достоверность теста Хотеллинга с поправкой Бонферрони для четырех выборок: *A. maximowiczii, A. mujanensis,* джиргинской и баунтовской выборок (нижняя часть от «нулевой» диагонали). *Обозначения*: * – некорректное сравнение, связанное с малой выборкой (n = 8).

Table 6. Hotelling's pair-wise comparisons with Bonferroni correction for five samples: *A. maximowiczii* (mx)*, A. mujanensis* (mu)*, A. middendorffii* (md), Dzhirga (dzh), and Baunt (bnt) (upper diagonal; filled cells insignificant/incorrect); Hotelling's pair-wise comparisons with Bonferroni correction for four samples: *A. maximowiczii, A. mujanensis,* Dzhirga, and Baunt (lower diagonal). *Designations*: * – incorrect comparisons were connected with small samples of Baunt (n = 8).

Выборки / Samples	mx	mu	dzh	bnt	md
mx	–	0.016	0.763	Fail*	<.0001
mu	<.0001	–	1	Fail	<.0001
dzh	<.0001	0.0007	–	Fail	<.0001
bnt	1	1	Fail	–	0.409
md	–	–	–	–	–

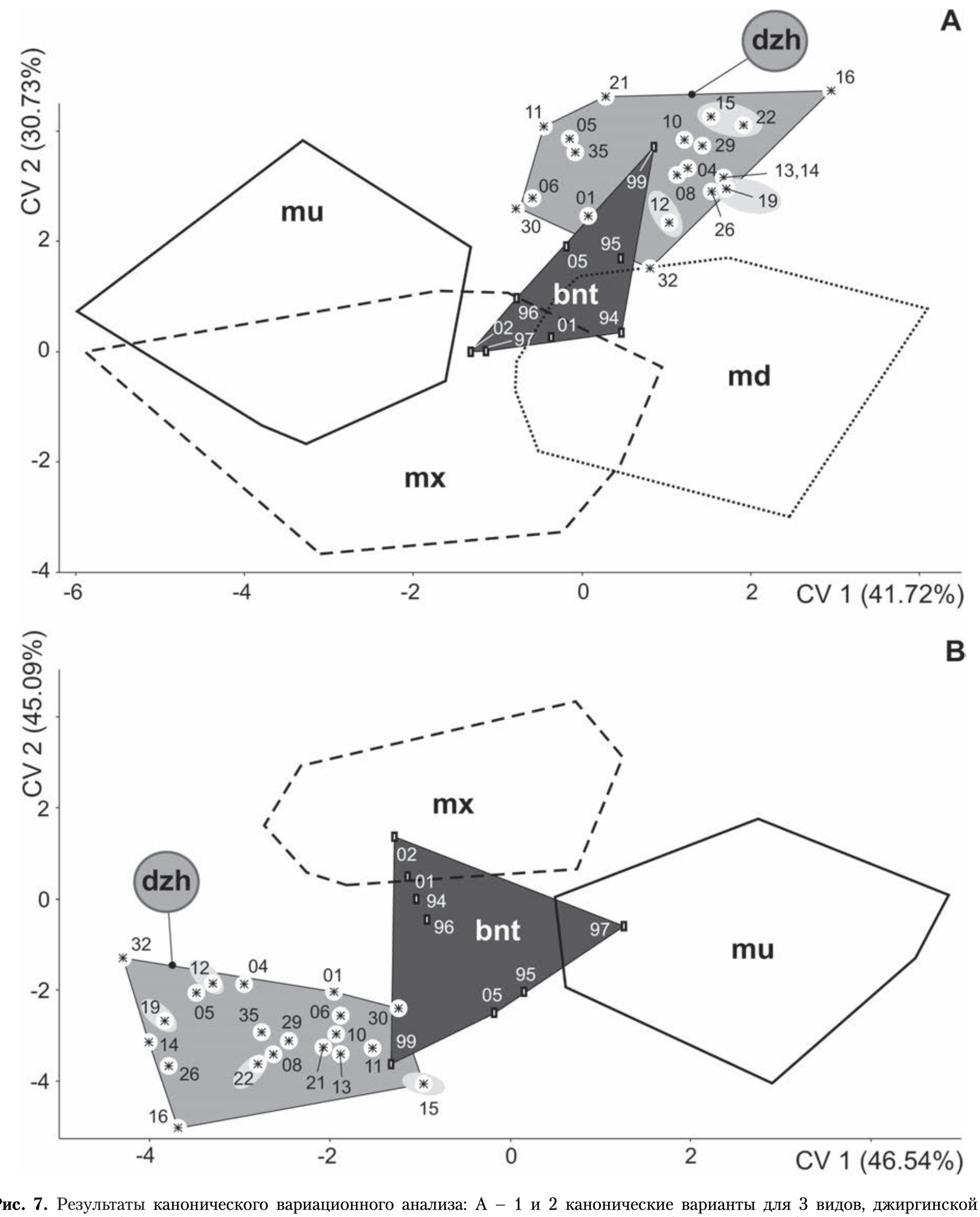


Рис. 7. Результаты канонического вариационного анализа: А – 1 и 2 канонические варианты для 3 видов, джиргинской и баунтовской выборок; В – 1 и 2 канонические варианты для 2 видов, джиргинской и баунтовской выборок. Сокращения см. на Рис. 2.

Fig. 7. Result of canonical variation analysis: A – 1st vs. 2nd canonical variants when analyzed 3 species, Dzhirga and Baunt samples; B – 1st vs. 2nd canonical variants when analyzed 2 species, Dzhirga and Baunt samples. The abbreviations see in Fig. 2.

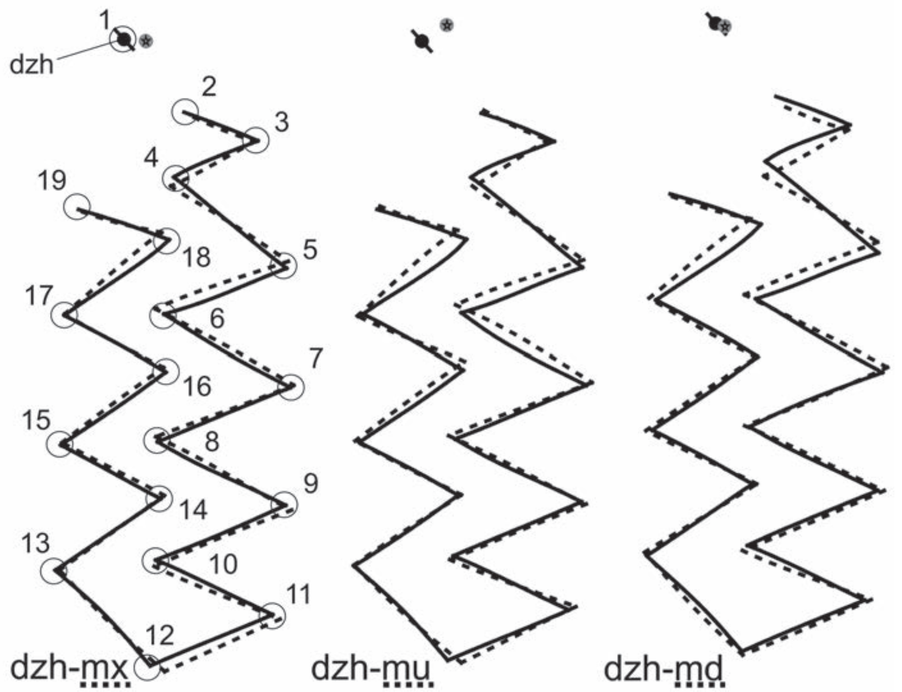


Рис. 8. Контуры консенсусных изображений 3 видов (пунктирная линия) в сравнении с джиргинской выборкой (сплошная линия). Сокращения см. на Рис. 1 и 2.

Fig. 8. Outlines of the 3 species (dotted line) compared to Dzhirga (solid line). The abbreviations see in Figs. 1 and 2.

головки *A. maximowiczii* или *A. middendorffii*, хотя по CVA ZIN 101297 относятся к совокупности *A. mujanensis*. Морфотипы ZIN101302 и -305 по усложненной лингвальной стороне головки антероконида имеют сходство с *A. mujanensis*, что вполне согласуется с CVA для ZIN101305, но не для ZIN101302. Оставшиеся морфотипы ZIN101295, -296 довольно своеобразной формы, и по результатам CVA только ZIN 01296 проявляет сходство с возможными вариантами *A. maximowiczii* или *A. Middendorffii*; другой меняет положение в зависимости от набора видов в анализе между джиргинской выборкой и *A. mujanensis* из типового местообитания.

Кариотип

Диплоидное число хромосом полевки из Джергинского заповедника равно 38. X-хромосома – среднего размера метацентрик, Y-хромосома – среднего размера акроцентрик. В наборе присутствуют 5 пар двуплечих и 11 пар убывающих по размеру акроцентрических аутосом. Кроме того, в наборе присутствуют две гетероморфные пары хромосом, изменчивость которых, по-видимому, обусловлена перицентрической инверсией (NFa = 48) (Рис. 10а).

Экспериментальная гибридизация

В связи с найденными некоторыми отличиями по молекулярно-генетическим данным между муйской полевкой из Джергинского заповедника и окр. оз. Баунт были поставлены опыты по экспериментальной гибридизации: пары «С-1» и «С-2» = самка «Джирга» x самец «Баунт»; получены 7 и 6 детенышей F1 соответственно. Пара «С-3» = самка «Баунт» x самец «Джирга»; получены 4 детеныша F1. Из гибридов F1 («С-1», «С-2» и «С-3») сформировали три. От этих скрещиваний получены 14 жизнеспособных гибридов F2. Смертность детенышей не отмечена. Таким образом, какая-либо репродуктивная изоляция между популяциями муйской полевки из Джирги и Баунта не отмечена.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный анализ показал, что материал из Джергинского заповедника и окрестностей оз. Ба-

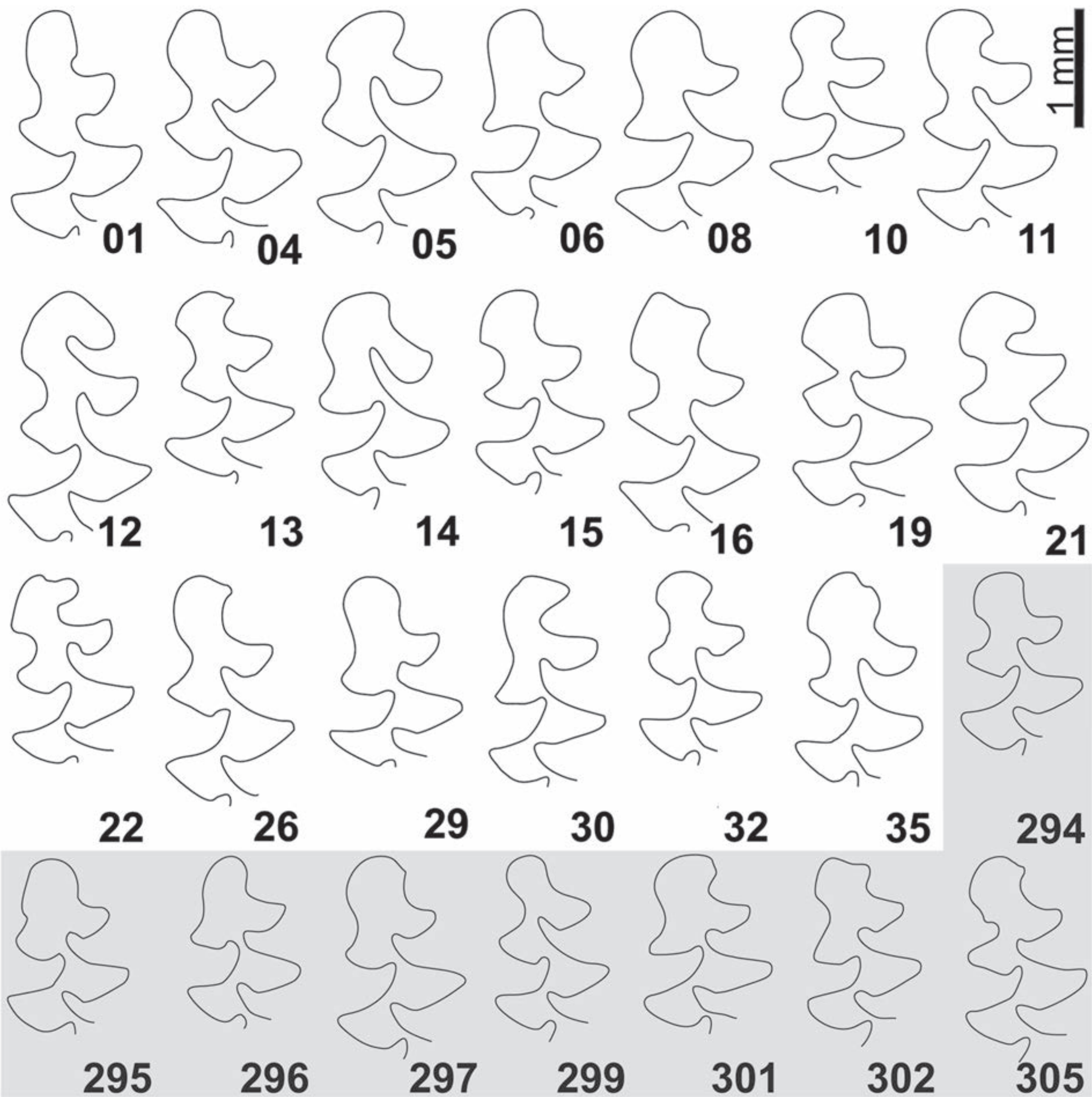


Рис. 9. Контуры антероконида m1 (левый зуб) джиргинской и баунтовской (помечена серым) выборки (номера сокращены – см. Табл. 1).

Fig. 9. Outlines of the m1 anteroconid parts (left teeth) of Dzhirga and Baunt (marked as grey) samples (using short numbers, see Table 1).

унт представлен особями муйской полевки, о чем свидетельствуют результаты анализа кариотипа и последовательностей *cytb*. При значительных кариотипических различиях и полной постзиготической репродуктивной изоляции между полевками группы “maximowiczii” (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996) дистанция между *A. maximowiczii* и *A. mujanensis* (из Джирги и Баунта) по данному маркеру равна 2.4% и 2.9% соответственно, что вполне соответствует внутривидовому и даже внутрипопуляционному уровню. Действительно, между бесспорно валидными видами рода *Alexandromys* эта дистанция варьирует от 6 до 10% (Lissovsky et al. 2018).

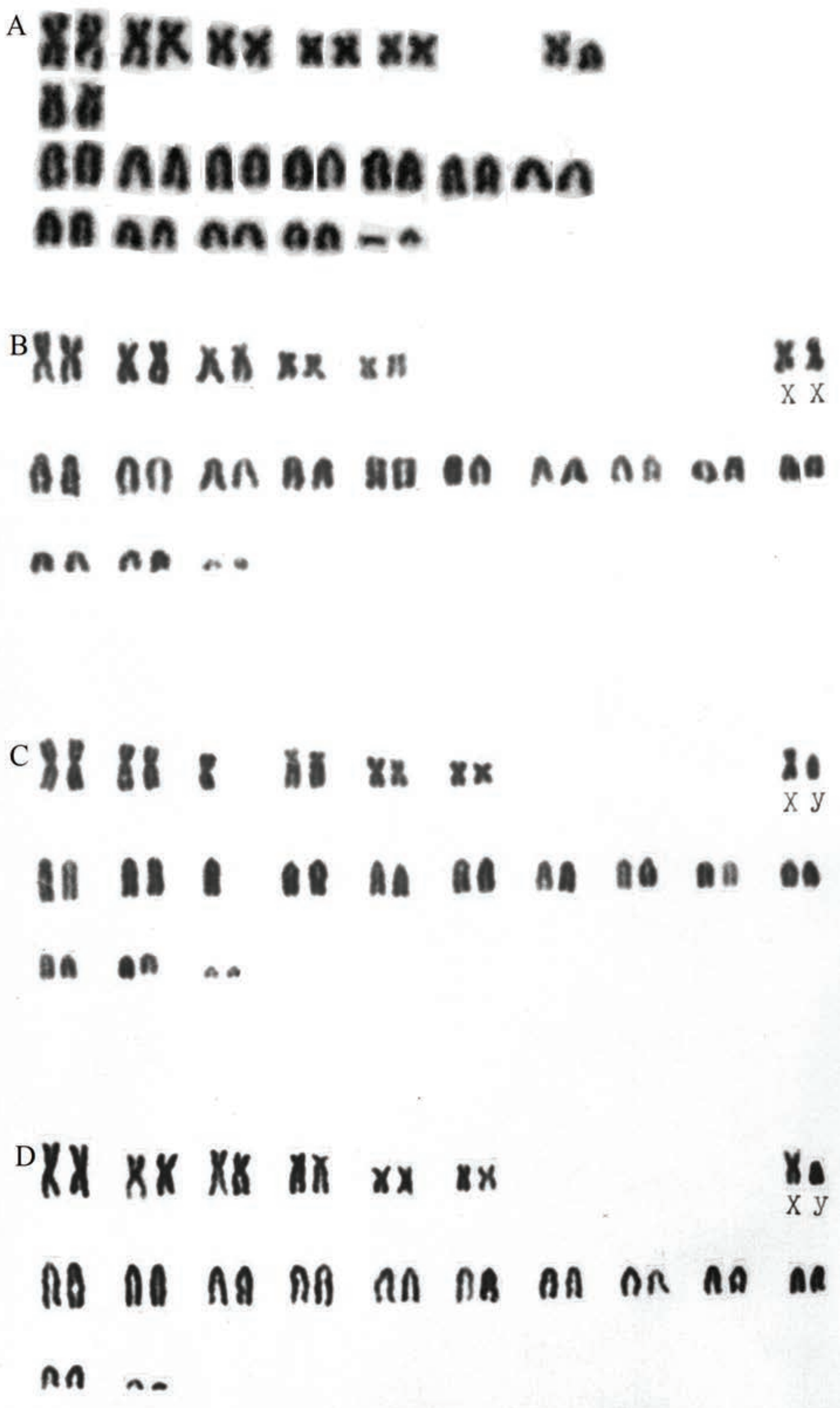


Рис. 10. Кариотипы муйской полевки (рутинная окраска): A– Баргузинская котловина, Джергинский заповедник; B–D – Муйская котловина, Догопчан (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996).

Fig. 10. Karyotypes of the Muja voles (routine coloring). A – Barguzin Valley, Dzherginsky Nature Reserve; B–D – the Muja Valley, Dogopchan village (Meyer et al. 1996).

Кариологические данные по изученным популяциям в целом соответствуют кариотипу *A. mujanensis* из муйской котловины – 2n = 38, NFa = 46–48 (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996) и 2n=38, NFa=46–49 (Lemskaya et al. 2015). Однако при первом описании кариотипа (Орлов и Ковальская [Orlov and Kowalskaya] 1978) X-хромосома была ошибочно определена как акроцентрическая, что уже отмечалось ранее (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996). У Мейер с соавторами она определена как субметацентрик средних размеров. У нас это – метацентрик средних размеров.

Морфометрический анализ выявил достоверные отличия джиргинской выборки от сравниваемых 7 видов дальневосточных полевок рода *Alexandromys* по форме жевательной поверхности m1. Ее отличительной особенностью является широкий размах размерной изменчивости, который превышает таковой для ряда видов (Рис. 4), хотя выборка представляет собой экземпляры полевок, отловленных на локальной территории в течение одного сезона. Кроме того, при анализе формы зуба отмечена значительная обособленность джиргинской выборки от всех остальных видов группы «maximowiczii», что показывает доля объясненной дисперсии, приходящейся на каждую из канонических осей в первом варианте CVA (Рис. 6B), а также по значениям прокрустовых дистанций (Рис. 5). Баунтовская выборка, составленная из особей, отловленных в разных точках Баунтовской котловины, по результатам анализа представлена особями как минимум двух видов. Это подтверждается вторым вариантом CVA (Рис. 7), однако по передней петле m1 достоверно можно отнести к форме «Джирга» только один экземпляр (ZIN101299), тогда как с поправкой на результаты CVA большая часть особей по форме зуба может быть отнесена либо к *A. maximowiczii*, *A. middendorffii* (ZIN 101294, -296, -301, -302), либо к типичному морфотипу *A. mujanensis* (ZIN 101297, -305).

Распространение и замечания по биологии муйской полевки

Муйская полевка была описана и ранее ее отлавливали только из Муйско-Куандинской котловины, изолированной Северо-Муйским и Южно-Муйским хребтами. Обнаружение этого вида в Баргузинской котловине было полной неожиданностью, так как в этой котловине ранее отмечали из серых полевок только *A. fortis* и *A. oeconomus* (Швецов и др. [Shvetsov et al] 1984; Борисова и др. [Borisova et al.] 2001; Лямкин [Lyamkin] 2002). В настоящее время, согласно нашим и литературным данным, известны три района обитания *A. mujanensis*.

1. Муйская котловина:

а) 2 км к северо-востоку от пос. Муя – 56°27'38» N, 115°40'24» E (Орлов и Ковальская [Orlov and Kovalskaya] 1975, 1978) (типовое место);

б) с. Догопчан – 56°20'55» N, 115°42'38» E и зимовье Туранда – 56°20'46» N, 115°47'38» E (Голенищев [Golenishchev] 1980);

в) 14 км западнее пос. Таксимо, левый берег р. Витим – 56°21.877» N, 114°50.115» E (Lemskaya et al. 2015).

2. Северная часть Баргузинской котловины, Джергинский заповедник (пойма р. Джирга) (наши данные).

3. Окрестности оз. Баунт, (долина р. Верхняя Ципа) (наши данные).

Между собой эти районы изолированы Икатским и Южно-Муйским хребтами.

По нашим и литературным данным муйская полевка не обнаружена в ближайших районах: 1) в центральных и южных частях Баргузинской котловины (пойманы *A. fortis* и *A. oeconomus*); 2) Амутская котловина – *A. oeconomus*; 3) Чарская котловина – *A. oeconomus*; 4) южнее Южно-Муйского хр., устье р. Бумбуйка – *A. oeconomus*; 5) южнее Баунтовской котловины, пойма р. Талой – *A. maximowiczii*, *A. mongolicus*. Севернее мест находок муйской полевки в межгорных котловинах (видимо до р. Лена) из полевок рода *Alexandromys* отлавливали исключительно *A. oeconomus* (Лямкин [Lyamkin] 2002).

Так же, как и в Муйской котловине, муйскую полевку на севере Баргузинской котловины встречали как в очень сырых местах, на осоко-злаковых болотах с зарослями ивы и березы, так и на более сухих местах, на разнотравных лугах с зарослями шиповника. Отлавливали эту полевку и по берегу ручья в высоких зарослях злаков. Гнездовые камеры обычно располагались под кустами ивы, шиповника, под крупными куртинами ревеня. Поскольку отлов проводился в начале июля, то приблизительно 40% самок были беременными. Число эмбрионов – от 9 до 12. Такое большое число эмбрионов характерно для муйской полевки

из Муйской котловины. Этот показатель так же, как и среднее число детенышей в помете, у нее самый высокий из всех полевок рода *Alexandromys* (Голенищев [Golenishchev] 1980). В Баунтовской котловине высокая численность зверьков была отмечена в лугово-кустарниковых местообитаниях: злаково-осоковых увлажненных лугах, разнотравно-злаковых лугах с кустами ивы и шиповника, кустарниковых зарослях ивы и березы. Реже полевок встречали на опушках смешанного сосново-березового леса в пойме р. Верхняя Ципа. Число эмбрионов колебалось от 7 до 13.

Замечания по систематике муйской полевки и гипотеза ее происхождения

На систематику полевок группы «maximowiczii» существуют, по меньший мере, два взгляда. Один из них был изложен в недавней работе (Lissovsky et al. 2018), основанной на молекулярных данных. Её первый автор сформулировал гипотезу, которая рассматривает *A. mujanensis* и *A. evoronensis* в качестве подвидов *A. maximowiczii* на основании генетических дистанций между ними и теста гипотезы митохондриальной интрогрессии с использованием программы JML v1.3.0 (Lissovsky et al. 2018). Другая точка зрения заключается в признании их видовой самостоятельности на основании кариотипических отличий и данных экспериментальной гибридизации, по которым гибриды F1 обоих полов, полученные от скрещивания всех этих трех форм, оказались стерильными (Орлов и Ковальская [Orlov and Kovalskaya] 1975, 1978; Ковальская и Соколов [Kovalskaya and Sokolov] 1980). В дальнейшем на большем материале – 198 гибридов F1 разных сочетаний скрещивания была показана полная постзиготическая репродуктивная изоляция между ними (Голенищев [Golenishchev] 1982; Голенищев и Раджабли [Golenishchev and Radjabli] 1981; Мейер и др. [Meyer et al.] 1996). Следует отметить, что опыты той и другой группы авторов проводили на полевках из разных природных популяций каждой из форм, что повышает таксономическую значимость полученных результатов. Предположение о существовании потока генов между видами группы «maximowiczii» через серию генетически промежуточных популяций нельзя категорически отвергать, поскольку известно немало так называемых «кольцевых видов», таких как олений хомячок (*Peromyscus maniculatus* Wagner, 1845), хохлатый осоед (*Pernis ptilorhynchus* Temminck, 1821), серебристая чайка (*Larus argentatus* Pontoppidan, 1763), саламандра (*Ensatina eschscholtzii* Gray, 1850), комплекс видов *Drosophila paulistorum* и др. (Irwin et al. 2001). Тем не менее никаких прямых доказательств этому применительно к нашему случаю нет, а незначительную генетическую дистанцию между видами группы «maximowiczii» можно объяснить недавними сроками географической изоляции. Долгое время *A. mujanensis* и *A. evoronensis* считались узкоареальными эндемиками, и только в последние годы появились работы, показывающие более широкое их распространение (Моролдоев и Голенищев [Moroldoev and Golenishchev] 2014; Голенищев и др. [Golenishchev et al.] 2015; Шереметьева и др. [Sheremetieva et al.] 2016, 2017), однако до сих пор границы их ареалов не очерчены. Контакты можно теоретически предполагать, но это не является основанием для принятия в настоящее время таксономического решения по сведению видовых названий *A. mujanensis* и *A. evoronensis* в синонимы *A. maximowiczii*. В отношении возможной связи этих форм потоком генов необходимо еще раз подчеркнуть, что дистанция между *A. mujanensis*, *A. evoronensis* и *A. maximowiczii* по контрольному региону (CR) лежат в пределах 2.9–3.0% (Haring et al. 2011), а по нашим данным с использованием *cytb* различия между разными географическими формами *A. mujanensis* и *A. maximowiczii* лежит в пределах 2.4–2.9%. Для большинства других видов полевок такие дистанции соответствуют подвидовому уровню дивергенции. Этим очевидно объясняется морфоэкологическое сходство этих видов, обычное для внутривидовых форм. Тем не менее можно предположить, что существует некий, до сих пор не выявленный генетический фактор, «ген видообразования» (Brick et al. 2012), гетерозиготное состояние которого приводит к стерильности соответствующих гибридов F1. Этот гипотетический фактор не должен быть продуктом длительной дивергенции, что согласуется с голоценовой историей формирования *A. mujanensis* и *A. evoronensis*.

О возникновении собственно *A. mujanensis* можно косвенно судить по данным палеогляцеологов (Еникеев и Старышко [Enikeev and Staryshko] 2009). В Сартанское оледенение (28–12.5 тыс. л. н.) на протяжении примерно 14 тыс. лет

существовало огромное ледниково-подпрудное озеро («Витимское море»), занимавшее территорию межгорных котловин. Таким образом, можно предположить, что современная область распространения муйской полевки была заселена в раннем голоцене, либо предковая форма переживала похолодание в рефугиальных местообитаниях по краям подпрудного озера.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Согласно приведенному анализу можно заключить, что по данным молекулярно-генетического и кариологического анализов джиргинская и баунтовская выборки представлены экземплярами *A. mujanensis*. Морфологический анализ значительно большего количества экземпляров показал присутствие в них (по крайне мере, в баунтовской) других видов, и в частности, возможно *A. maximowiczii*. Учитывая тот факт, что джиргинская выборка отловлена локально и в течение короткого времени, а также достаточно хорошо обособлена по результатам канонического анализа, мы принимаем в качестве гипотезы, что все экземпляры из Джергинского заповедника принадлежат *A. mujanensis*. Баунтовская выборка подразделена на две группы особей: в первую группу – по морфологии (включая и морфометрию) входят четыре экземпляра *A. mujanensis* (ZIN101295, -297, -299, -305), во вторую – оставшихся четыре экземпляра *A. maximowiczii* (ZIN101294, -296, -301, -302). До момента более детального анализа материала из разных частей Баунтовской котловины с применением цитогенетических методов мы признаем обитание здесь трех видов полевок – *A. maximowiczii* и *A. mujanensis* по результатам нашего анализа и *A. oeconomus* по литературным данным (Лямкин [Lyamkin] 2002). Дальнейшие исследования материалов из этой котловины позволит выявить возможную симпатрию *A. maximowiczii* и *A. mujanensis,* определить тип их взаимоотношений в этой зоне, и, соответственно, окончательно решить вопрос о таксономическом статусе *A. mujanensis*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках госзадания лаборатории териологии ЗИН РАН №. АААА-А17-117022810195-3 «Филогения, морфология и систематика плацентарных млекопитающих» и госзадания лаборатории молекулярной систематики ЗИН РАН № АААА-А17-117042410167-2. Работа выполнялась при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 13-04-00930-а, 16-04-00983-а, 18-04-00327-а).

ЛИТЕРАТУРА

Abramson N.I., Rodchenkova E.N. and Kostygov A.Yu. 2009. Genetic variation and phylogeography of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) in Russia with special reference to the introgression of the mtDNA of a closely related species, red-backed vole (*C. rutilus*). *Russian Journal of Genetics*, **45**(5): 535–547.

Bookstein F.L. 1991. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge University Press, Cambridge, 435 p.

Borisova N.G., Abramov A.V., Starkov A.I., Boronoeva G.I. and Dagdunova A.A. 2001. Mammal fauna of the republic of Buryatia. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **288**: 3–95. [In Russian].

Brick K., Smagulova F., Khil P., Camerini-Otero R.D. and Petukhova G.V. 2012. Genetic recombination is directed away from functional genomic elements in mice. *Nature*, **485**: 642–645.

Dokuchaev N.E. and Sheremetyeva I.N. 2017. On the identity of grey voles (Cricetidae, Rodentia) from the Bolshoi Shantar island, sea of Okhotsk, with Gromov's vole (*A. gromovi* Vorontsov et al., 1988), *Zoologicheskii Zhurnal*, **96**(11): 1425–1430. [In Russian].

Enikeev F.I. and Staryshko V.E. 2009. Glacial morphogenesis and placer formation East Transbaikalia. ChitGU, Chita, 370 p. [In Russian].

Frisman L.V., Korobitsyna K.V., Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N. and Voyta L.L. 2009. Voles (*Microtus* Schrank, 1798) of the Russian Far East: Allozymic and karyological divergence. *Russian Journal of Genetics*, **45**(6): 707–714.

Golenishchev F.N. 1980. Breeding, postembryonic growth and development of *Microtus mujanensis* (Orlov, Kovalskaja, 1975) in vitro. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **99**: 84–90. [In Russian].

Golenishchev F.N. 1982. The gray voles (subgenus *Microtus*, group "maximowiczii") of Eastern Siberia and the Far East. Abstract of the Candidate of Biological Sciences thesis, Leningrad, 26 p. [In Russian].

Golenishchev F.N. and Radjabli S.I. 1981. A new species of voles from the bank of the Evoron lake. *Doklady of the Russian Academy of Sciences*, **257**(1): 248–250. [In Russian].

Golenishchev F.N., Voyta L.L., Abramson N.I., Moroldoev I.V. and Kartavtseva I.V. 2015. New finds of the

gray voles of the genus *Alexandromys* in Transbaikalia. The structure of mammalian species. Materials of the Scientific Conference. KMK Scientific Press, Moscow: 25. [In Russian].

Graphodatsky A.S. and Radjably S.I. 1988. Chromosomes of agricultural and laboratory animals. Atlas. Izdatel'stvo Nauka, Novosibirsk, 128 p. [In Russian].

Guindon S., Dufayard J.-F., Lefort V., Anisimova M., Hordijk W. and Gascuel O. 2010. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology*, **59**(3): 307–321.

Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, **41**: 95–98.

Hammer Ø., Harper D.A.T. and Ryan P.D. 2001. Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica,* **4**(1): 1–9.

Haring E., Sheremetyeva I.V. and Kryukov A.P. 2011. Phylogeny of Palearctic vole species (genus *Microtus*, Rodentia) based on mitochondrial sequences. *Mammalian Biology*, **76**(3): 258–267.

Huelsenbeck J.P. and Ronquist F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, **17**(8): 754–755.

Irwin D.E., Irwin J.H. and Price T.D. 2001. Ring species as bridges between microevolution and speciation. *Genetica,* **112–113**: 223–243.

Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Korobitsina K.V., Nemkova G A., Konovalova E.V., Korablev V.P. and Voyta L.L. 2008. Chromosomal forms of *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1859) (Rodentia, Cricetidae): variability in 2n and NF in different geographic regions. *Russian Journal of Theriology,* **7**(2): 89–97.

Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, **16**: 111–120.

Klingenberg C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, **11**(2): 353–357.

Kovalskaya Yu.M. and Sokolov V.E. 1980. The new species of voles (Rodentia, Cricetidae, Microtinae) from low Priamurye. *Zoologicheskii Zhurnal,* **59**: 1409–1416. [In Russian].

Lemskaya N.A., Kartavtseva I.V., Rubtsova N.V., Golenishchev F.N., Sheremetyeva I.N. and Graphodatsky A.S. 2015. Chromosome polymorphism in *Microtus* (*Alexandromys*) *mujanensis* (Arvicolinae, Rodentia). *Cytogenetic and Genome Research,* **146**(3): 238–242.

Lissovsky A.A. and Obolenskaya E.V. 2011. The structure of craniometrical diversity of grey voles *Microtus* subgenus *Alexandromys*. *Proceedings of the Zoological Institute RAS,* **315**(4): 461–477.

Lissovsky A.A., Obolenskaya E.V., Bodrov S.Y., Petrova T.V. and Abramson N.I. 2012. New data on taxonomic structure and distribution voles groups mongolicus. Mountain ecosystems and their components: Proceedings of the IV International conference. Nal'chik: 67–68. [In Russian].

Lissovsky A.A., Petrova T.V., Yatsentyuk S.P., Golenishchev F.N., Putincev N.I., Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N. and Abramson N.I. 2018. Multilocus phylogeny and taxonomy of East Asian voles *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae). *Zoologica Scripta*, **47**(1): 9–20.

Lyamkin V.F. 2002. Ecology and zoogeography of mammals of intermountain depressions of Baikal rift zone. Izdatel'stvo Instituta Geographii SO RAN, Irkutsk, 116 p. [In Russian].

McGuire J.L. 2010. Geometric morphometrics of vole (*Microtus californicus*) dentition as a new paleoclimate proxy: Shape change along geographic and climatic clines. *Quaternary International*, **212**(2): 198–205.

McGuire J.L. 2011. Identifying California *Microtus* species using geometric morphometrics documents Quarternary geographic range contractions. *Journal of Mammology*, **92**(6): 1383–1394.

Moroldoev I.V. and Golenishchev F.N. 2014. The discovery of the Muja voles (*Alexandromys mujanensis* Orlov et Kovalskaya, 1978) in the Dzherginsky Reserve (northeastern Pribaikalye). *Proceedings of the national park Alkhanay*, **2**: 173–174. [In Russian].

Meyer M.N., Golenishchev F.N., Radzhabli S.I. and Sablina O.V. 1996. The grey voles (subgenus *Microtus*) of Russia and adjacent territories. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **232**: 1–320. [In Russian].

Ohdachi S.D., Dokuchaev N.E., Hasegawa M. and Masuda R. 2001. Intraspecific phylogeny and geographical variation of six species of Northeastern Asiatic *Sorex* shrews based on the mitochondrial cytochrome b sequences. *Molecular Ecology*, **10:** 2199–2213.

Orlov V.N. and Kovalskaya Yu.M. 1975. A new species of the voles *Microtus mujanensis* sp. n. (Rodentia, Cricetidae) from the Vitim river basin (Transbaikalia). Systematics and cytogenetics of mammals. Izdatel'stvo Nauka, Moskow, 32 p. [In Russian].

Orlov V.N. and Kovalskaya Yu.M. 1978. *Microtus mujanensis* sp. n. (Rodentia,Cricetidae) from the Vitim river basin. *Zoologicheskii Zhurnal*, **57**(8): 1224–1232. [In Russian].

Pavlinov I.Ya. and Mikeshina N.G. 2002. Principles and methods of geometric morphometries. *Zhurnal Obshchei Biologii*, **63**(6): 473–493. [In Russian].

Pavlinov I.Ya. 2004. Analysis of variation of the upper antemolars in the brown-toothed shrews (Mammalia: *Sorex*) by means of geometric morphometrics. *Zoologicheskii Zhurnal*, **83**(7): 869–875. [In Russian].

Pozdnyakov A. 1996. On the phylogeny of voles of the subgenus *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*). Variability and paleontological records. *Zoologicheskii Zhurnal*, **75**(1): 133–140.

Sambrook J., Fritch E.F. and Maniatis T. 1989. Molecular cloning: a laboratory manual. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York, 320 p.

Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V., Voyta L.L., Kryukov A.P. and Haring E. 2009. Morphometric analysis of intraspecific variation in *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) in relation to chromosomal differentiation with reinstatement of *Microtus gromovi* Vorontsov, Boeskorov, Lyapunova et Revin, 1988, stat. nov. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **47**(1): 42–48.

Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V., Voyta L.L. and Tiunov M.P. 2010. New data on the distribution of *Microtus* voles (Rodentia, Cricetidae) in the Russian Far East. *Zoologicheskii Zhurnal*, **89**(10): 1273–1276. [In Russian].

Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V., Vasiljeva T.V. and Frisman L.V. 2016. Voles of the genus *Alexandromys* from the Verkhnebureinsky depression. *Zoologicheskii Zhurnal*, **95**(5): 597–603. [In Russian].

Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V. and Vasiljeva T.V. 2017. Does *Alexandromys evoronensis* inhabit the northeastern part of Verkhnezeiskaya plain? *Zoologicheskii Zhurnal*, **96(**4): 477–484. [In Russian].

Shvetsov Y.G., Smirnov M.N. and Monakhov G.I. 1984. Mammals of the Baikal Lake basin. Nauka, Novosibirsk: 258 p. [In Russian].

Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A. and Sumar S. 2011. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, **30**(12): 2725–2729.

Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A. and Kumar S. 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, **30**: 2725–2729.

Tiunov I.M., Tiunov M.P. and Sheremetyeva I.N. 2009. Findings on the Sakhalin of the Mongolian toad (*Bufo raddei*) and the large vole (*Microtus fortis*). *Zoologicheskii Zhurnal*, **88(**11): 1406–1408. [In Russian].

Vasiljeva T.V., Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Golenishchev F.N. and Moroldoev I.V. 2017. Molecular genetic diversity of the muya valley vole *Alexandromys mujanensis*. Modern achievements in population, evolutionary, and ecological genetics. International symposium. Vladivostok: 45.

Voyta L.L. and Golenishchev F.N. 2007. Geometric morphometrics of molars in three species of the common field voles, the subgenus *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae: Microtus). In: V.V. Rozhnov and F.A. Tembotova (Eds). Mammals of Mountain Territories. KMK Scientific Press, Moskva: 79–84. [In Russian].

Voyta L.L., Golenishchev F.N. and Tiunov M.P. 2013a. Analysis of shape and size variation of the first lower molar in the Far-Eastern grey voles of genus *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) from Russian fauna using geometric morphometrics. *Russian Journal of Theriology,* **12**(1): 19–32.

Voyta L.L., Omelko V.E. and Petrova E.A. 2013b. Analysis of the morphometrics variability and intraspecific structure of *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780 (Lipotyphla: Soricidae) in Russia. *Proceedings of Zoological Institute RAS*, **317**(3): 332–351. [In Russian].

Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. and Fink W.L. 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier Academic Press, Amsterdam, etc., 437 p.

Представлена 2 мая 2018; принята 3 сентября 2018.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Общий список экземпляров, использованных для морфометрического анализа. Информация представлена в следующем порядке: полужирным шрифтом выделено научное название, принятое сокращение, место сбора, географические координаты в скобках, номер экземпляра (полевой номер в скобках), размер выборки в скобках.

APPENDIX 1

The list of specimens used in morphometrical analysis. Information is in the following order: bolded scientific name, sample acronym, geographical locality, geographical coordinates in parenthesis, specimen ID (field ID in parenthesis) sample size in parenthesis.

Alexandromys evoronensis: (ev) озеро Эворон, Хабаровский край, Россия (51°37'N, 136°52'E) – ZIN78986–89, 78991, 78993, 79012–13 (n = 8); выборка из вивария, основатели из окрестностей оз. Эворон – ZIN100982 (3, 4, 5, 5a, 6, 6a, 7, 7a, 8, 9, 13, 16a, 19b, 41, 42, 47, 50, 1060, 1069) (n = 19).

Alexandromys evoronensis: (ev) the Evoron Lake, Khabarovskii Territory, Russia (51°37'N, 136°52'E) – ZIN78986–89, 78991, 78993, 79012–13 (n = 8); sample from captivity, originated from Evoron Lake – ZIN100982 (3, 4, 5, 5a, 6, 6a, 7, 7a, 8, 9, 13, 16a, 19b, 41, 42, 47, 50, 1060, 1069) (n = 19).

Alexandromys fortis: (fr) остров Клыков, залив Петра Великого, Японское море, Приморский край, Россия (42°58'N, 131°43'E) – ZIN74908–19,

74989 (n = 12); выборка из вивария, основатели с острова Путятин, Японское море, Приморский край, Россия (42°52N, 132°25E) – ZIN100983 (3, 7, 11, 32, 33, 112, 143, 144, 254, 261, 266, 276) (n = 12); п. Сергеевка, Приморский край, Россия (43°21'N, 133°22'E) – ZIN18831, 18832, 18835, 18838, 18843, 18834 (n = 6); выборка из вивария, основатели из окрестностей п. Соктуй-Милозан, Забайкальский край, Россия (50°04'N, 117°47'E) – ZIN100984 (35, 41, 119, 131, 138, 156, 164, 207, 243, 277, 306, 311, 316-18, 510, 521, 666, 707, 708, 724, 738, 746, 750, 766) (n = 25).

Alexandromys fortis: (fr) the Klykov Island, Inlet Great Peter, Japan Sea, Primorsky Territory, Russia (42°58'N, 131°43'E) – ZIN74908–19, 74989 (n = 12); sample from captivity, originated from Putyatin Island, Peter the Great Bay, the Sea of Japan, Primorskii Territory, Russia (42°52N, 132°25E) – ZIN100983 (3, 7, 11, 32, 33, 112, 143, 144, 254, 261, 266, 276) (n = 12); Sergeevka Village, Primorskii Territory, Russia (43°21'N, 133°22'E) – ZIN18831, 18832, 18835, 18838, 18843, 18834 (n = 6); sample from captivity, originated from Soktui-Milozan Village, Zabaikalskii Territory, Russia (50°04'N, 117°47'E) – ZIN100984 (35, 41, 119, 131, 138, 156, 164, 207, 243, 277, 306, 311, 316-18, 510, 521, 666, 707, 708, 724, 738, 746, 750, 766) (n = 25).

Alexandromys maximowiczii: (mx) озеро Иван, Забайкальский край, Россия (52°16'N, 113°00'E) – ZIN50190, 50191, 50193–97, 50202 (n = 8); железнодорожная станция Большой Невер, Амурская область, Россия (53°59'N, 124°09'E) – ZIN18799, 18800, 18802–08 (n = 9); Зейский природный заповедник, Амурская область, Россия (53°45'N, 127°17'E) – ZIN70176 (249, 317, 346, 350, 352, 403, 432, 442, 488, 446, 474, 640, 641, 799, 803), 70177 (128, 251, 309, 316, 341, 342, 354, 430, 437, 456, 457, 472, 499, 788, 804) (n = 30).

Alexandromys maximowiczii: (mx) the Ivan Lake, Zabaikalskii Territory, Russia (52°16'N, 113°00'E) – ZIN50190, 50191, 50193–97, 50202 (n = 8); the Railway Station Bolshoi Never, Amurskaya Province, Russia (53°59'N, 124°09'E) – ZIN18799, 18800, 18802–08 (n = 9); the Zeiskii Nature Reserve, Amurskaya Province, Russia (53°45'N, 127°17'E) – ZIN70176 (249, 317, 346, 350, 352, 403, 432, 442, 488, 446, 474, 640, 641, 799, 803), 70177 (128, 251, 309, 316, 341, 342, 354, 430, 437, 456, 457, 472, 499, 788, 804) (n = 30).

Alexandromys maximowiczii: (bnt) север Витимского плоскогорья, правый берег р. Верхняя Ципа, Бурятии, Россия (55°08'N, 112°55'E) – ZIN101294, 101296, 101301, 101302 (n = 4).

Alexandromys maximowiczii: (bnt) northern part of Vitim Plateau, right bank of the Tsipa River, Buryatia, Russia (55°08'N, 112°55'E) – ZIN101294, 101296, 101301, 101302 (n = 4).

Alexandromys mujanensis: (mu) бассейн рек Муя и Куанда, Бурятия и Забайкальский край, Россия (52°45'N, 115°67'E) – ZIN64902, 64905, 64907, 64909, 64910, 64912, 64918, 64923, 64924 (n = 9); выборка из вивария, основатели из бассейна рек Муя и Куанда (52°45'N, 115°67'E) – ZIN100987 (17, 37, 48, 55, 94, 109, 117, 120, 137, 139, 161, 162, 168, 169, 186, 190, 207, 226, 229, 238, 239, 242, 276, 279, 281, 282, 299, 301) (n = 28).

Alexandromys mujanensis: (mu) the basin of Muja and Kuanda Rivers, Buryatia and Zabaikalskii Territory, Russia (52°45'N, 115°67'E) – ZIN64902, 64905, 64907, 64909, 64910, 64912, 64918, 64923, 64924 (n = 9); sample from captivity, originated from basin of Muja and Kuanda Rivers (52°45'N, 115°67'E) – ZIN100987 (17, 37, 48, 55, 94, 109, 117, 120, 137, 139, 161, 162, 168, 169, 186, 190, 207, 226, 229, 238, 239, 242, 276, 279, 281, 282, 299, 301) (n = 28).

Alexandromys mujanensis: (dzh) северная часть Баргузинской котловины, Джергинский заповедник, Бурятия, Россия (54°53'N, 111°13'E) – ZIN101601–620 (n = 20); (bnt) север Витимского плоскогорья, правый берег р. Верхняя Ципа, Бурятии, Россия (55°08' N, 112°55' E) – ZIN101295, 101297, 101299, 101305 (n = 4).

Alexandromys mujanensis: (dzh) northern part of Barguzin hollow Basin, Dzherginsky Natural Reserve, Buryatia, Russia (54°53'N, 111°13'E) – ZIN101601–620 (n = 20)); (bnt) northern part of Vitim Plateau, right bank of the Tsipa River, Buryatia, Russia (55°08'N, 112°55'E) – ZIN101295, 101297, 101299, 101305 (n = 4).

Alexandromys sachalinensis: (sch) выборка из вивария, основатели из окрестностей оз. Невское, остров Сахалин, сахалинская область, Россия (49°419'N, 143°34'E) – ZIN100988 (2, 5, 8, 9, 11, 32, 54, 121, 136, 145, 149, 150, 159, 177, 179, 186, 217, 224, 225, 253) (n = 20).

Alexandromys sachalinensis: (sch) sample from captivity, originated from Nevskoe Lake, Sakhalin Island, Sakhalinskaya Province, Russia (49°419'N, 143°34'E) – ZIN100988 (2, 5, 8, 9, 11, 32, 54, 121,

136, 145, 149, 150, 159, 177, 179, 186, 217, 224, 225, 253) (n = 20).

Alexandromys middendorffii: (md) река Омолон, Якутия, Россия (70°70'N, 133°26'E) – ZIN52496, 52498, 52500, 52502, 52507, 52507, 52509, 52513, 52517 (n = 8); озеро Кета, полуостров Таймыр, Красноярский край, Россия (62°42'N, 90°38'E) – ZIN51542, 51546–48, 51550, 51553, 51562, 51563 (n = 8); выборка из вивария, основатели из окрестностей порта Тикси, Якутия, Россия (71°41'N, 128°52'E) – ZIN100989 (34, 41, 42, 46, 62, 66, 67, 78, 137, 166) (n = 10); поселок Яптексале, полуостров Ямал, Тюменская область, Россия (69°22'N, 72°31'E) – IPAE401, 421, 424, 432, 434, 460, 486, 487, 492, 495, 498, 499 (n = 12); город Лабытнанги, полуостров Ямал, Тюменская область, Россия (66°39'N, 66°25'E) – IPAE219, 236, 291, 304, 319, 320, 348, 525, 526, 528, 531, 532, 585 (n = 13); морской порт Тикси, Якутия, Россия (71°41'N, 128°52'E) – IPAE007, 008, 056–064, 078, 303, 306, 313, 314, 340–42, 348 (n = 20); выборка из вивария, основатели с полуострова Ямал (uncertain locality) – IPAE266, 407, 425, 431, 436, 439, 440, 448, 455, 457, 476, 514, 544, 577 (n = 14); поселок Нелькан, Хабаровский край, Россия (57°39'N, 136°10'E) – IBSS001, 002, 042 (n = 3); поселок Бетенке, Якутия, Россия (67°37'N, 135°33'E) – ZIN100999 (5, 9, 11, 48, 55, 92), 70223–25, 70232, 70233, 70235, 70236, 70239, 70240, 70706 (n = 16); выборка из вивария, основатели из окрестностей поселка Бетенке (67°37'N, 135°33'E) – ZIN71848–50 (n = 3); выборка из вивария, основатели из окрестностей поселка Батагай, Якутия, Россия (67°39'N, 134°37'E) – IPAE150, 163, 171, 197, 230, 235, 236, 238, 249, 261, 273, 274, 276 (n = 13).

Alexandromys middendorffii: (md) the Omolon River, Yakutia, Russia (70°70'N, 133°26'E) – ZIN52496, 52498, 52500, 52502, 52507, 52507, 52509, 52513, 52517 (n = 8); the Keta Lake, Taimyr Peninsula, Krasnojarskii Territory, Russia (62°42'N, 90°38'E) – ZIN51542, 51546–48, 51550, 51553, 51562, 51563 (n = 8); sample from captivity, originated from Tiksi Seaport, Yakutia, Russia (71°41'N, 128°52'E) – ZIN100989 (34, 41, 42, 46, 62, 66, 67, 78, 137, 166) (n = 10); the Japtiksale Village, Jamal Peninsula, Tyumenskaya Province, Russia (69°22'N, 72°31'E) – IPAE401, 421, 424, 432, 434, 460, 486, 487, 492, 495, 498, 499 (n = 12); the Labytnangi Town, Jamal Peninsula, Tyumenskaya Province, Russia (66°39'N, 66°25'E) – IPAE219, 236, 291, 304, 319, 320, 348, 525, 526, 528, 531, 532, 585 (n = 13); the Tiksi Seaport, Yakutia, Russia (71°41'N, 128°52'E) – IPAE007, 008, 056–064, 078, 303, 306, 313, 314, 340–42, 348 (n = 20); sample from captivity, originated from Jamal Peninsula, Tyumenskaya Province, Russia (uncertain locality) – IPAE266, 407, 425, 431, 436, 439, 440, 448, 455, 457, 476, 514, 544, 577 (n = 14); the Nelkan Village, Khabarovskii Territory, Russia (57°39'N, 136°10'E) – IBSS001, 002, 042 (n = 3); the Betenkes Village, Yakutia, Russia (67°37'N, 135°33'E) – ZIN100999 (5, 9, 11, 48, 55, 92), 70223–25, 70232, 70233, 70235, 70236, 70239, 70240, 70706 (n = 16); sample from captivity, originated from Betenkes Village, Yakutia, Russia (67°37'N, 135°33'E) – ZIN71848–50 (n = 3); sample from captivity, originated from Batagai Village, Yakutia, Russia (67°39'N, 134°37'E) – IPAE150, 163, 171, 197, 230, 235, 236, 238, 249, 261, 273, 274, 276 (n = 13).

Alexandromys shantaricus: (sh) поселок Аян, Хабаровский край, Россия (56°27'N, 138°96'E) – ZIN99611–14, 99616–21 (n = 10); поселок Аян (56°27'N, 138°96'E) – ZMMUS-87601, S-87603, S-87608, S-87615, S-87618, S-87620, S-87624, S-87636, S-87642, S-87674 (n = 10); река Эльдаму-Макит, Хабаровский край, Россия (55°47'N, 134°12'E) – ZMMUS-187545, S-187546, S-187551, S-187552, S-187568 (n = 5); река Уда, Хабаровский край, Россия (54°36'N, 135°06'E) – ZMMUS-176537, S-176540, S-176548, S-176551, S-176556 (n = 5); озеро Большое Токо, Якутия, Россия (56°03'N, 130°51'E) – ZMMUS-140238 (n = 1).

Alexandromys shantaricus (sh) the Ajan Village, Khabarovskii Territory, Russia (56°27'N, 138°96'E) – ZIN99611–14, 99616–21 (n = 10); the Ajan Village (56°27'N, 138°96'E) – ZMMUS-87601, S-87603, S-87608, S-87615, S-87618, S-87620, S-87624, S-87636, S-87642, S-87674 (n = 10); the Eldomu-Makit River, Khabarovskii Territory, Russia (55°47'N, 134°12'E) – ZMMUS-187545, S-187546, S-187551, S-187552, S-187568 (n = 5); the Uda River, Khabarovskii Territory, Russia (54°36'N, 135°06'E) – ZMMUS-176537, S-176540, S-176548, S-176551, S-176556 (n = 5); the Bolshoe Toko Lake, Yakutia, Russia (56°03'N, 130°51'E) – ZMMUS-140238 (n = 1).